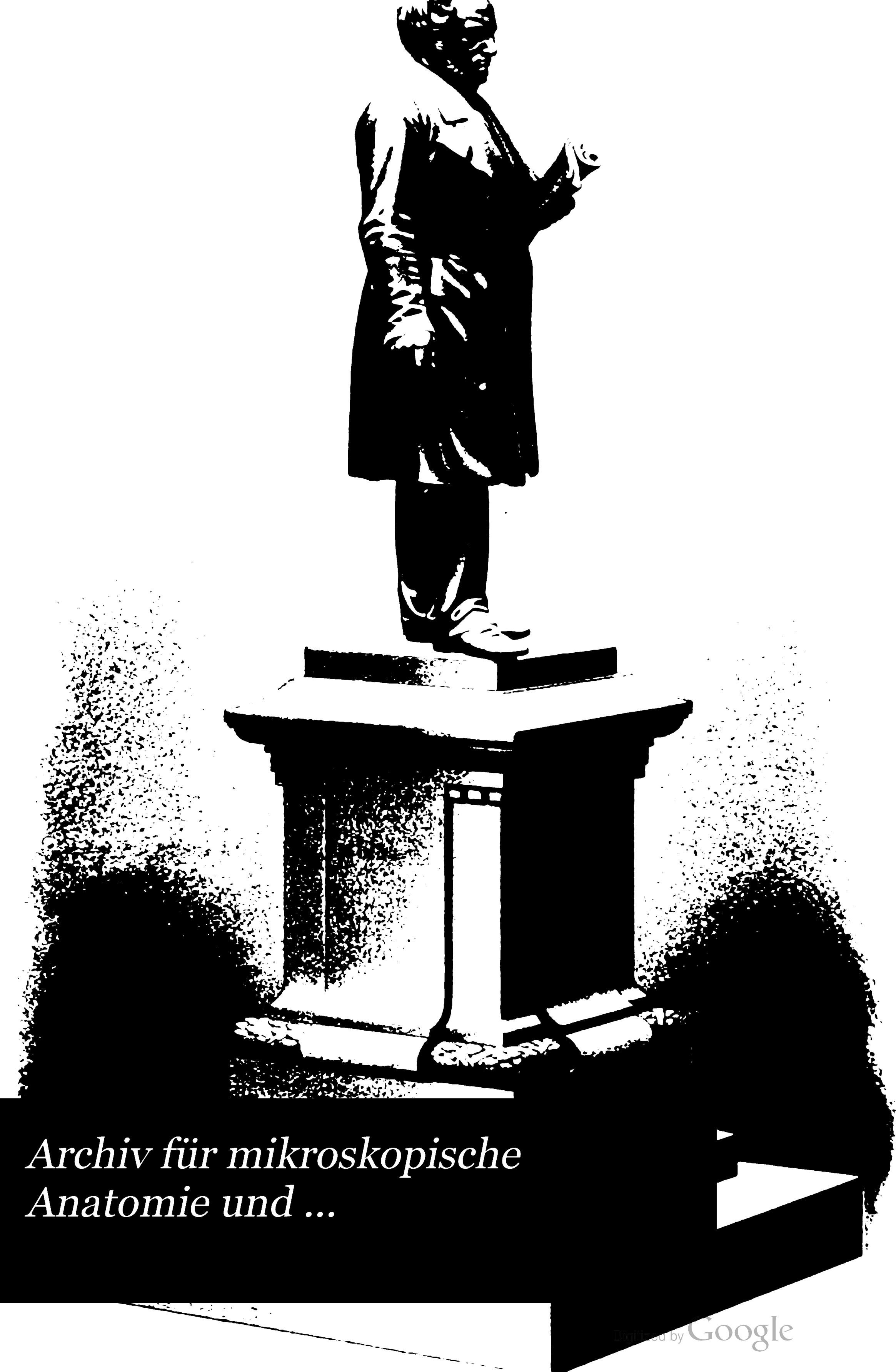

Archiv für mikroskopische
Anatomie und ...

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.



Das Johannes Müller-Denkmal in Coblenz

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

und

Entwicklungsgeschichte

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Fünfundfünfzigster Band.

Mit 33 Tafeln, 42 Textfiguren und einer Abbildung des Denkmals von Johannes Müller.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1900.

Inhalt.

Johannes Müller zum Gedächtniss.

Mit einer Abbildung des in Coblenz gestellten Denkmals.

Wenn einem Forscher auf dem grossen Gebiete der Biologie von der Bedeutung, wie sie Johannes Müller hat, in seiner Vaterstadt ein Denkmal errichtet ward — das erste, welches, wie der z. Rector der Bonner Universität, R. Köster, hervorhob, die Rheinprovinz einem Gelehrten setzt, so ziemt es sich wohl, dass unser Archiv davon Kenntniss nimmt und giebt. Lehrte doch Johannes Müller zehn Jahre hindurch in Bonn, wo das Archiv durch einen Schüler Müller's begründet ward, und wo noch einer der unterzeichneten Herausgeber, gleichfalls Schüler Müller's, als Anatom wirkt, während die beiden anderen Müller's Lehramt in Berlin bekleiden.

Das Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte darf es als seine Ehrenpflicht ansehen, an dem heutigen Tage an den Verfasser der Abhandlungen: „De glandularum secernentium structura penitiori", „Ueber die Entwicklung der Eier im Eierstock bei den Gespenstheuschrecken", „Bildungsgeschichte der Genitalien", „De ovo humano atque embryone observationes", „Ueber den feineren Bau und die Formen der krankhaften Geschwülste", „Ueber den Kanal in den Eiern der Holothurien" u. a. zu erinnern. — Eine bildliche Darstellung des von Joseph Uphues' Meisterhand geformten, am 7. Oktober d. J. in Coblenz enthüllten Denkmales soll diesem Bande vorangestellt sein, und man möge uns gestatten, die von Rudolf Virchow, einem der ältesten noch lebenden Schüler Johannes Müller's — der älteste dürfte Albert von Kölliker sein — im Festsaale gehaltene Weiherede, so wie die von den Rektoren der beiden Universitäten, an denen Johannes Müller wirkte, Karl Koester und Wilhelm Waldeyer, am Denkmale selbst gesprochenen Worte hier wiederzugeben. Virchow's Rede lautete nach einem von ihm durchgesehenen Stenogramme:

Wir sind hier zusammengekommen, um eines der herrlichsten Feste zu begehen, welche Menschen begehen können, ein Fest nicht für gewaltthätige Handlungen, nicht für welterschütternde Ereignisse, sondern um einen jener Männer zu ehren, welche allmähliche, aber tiefgreifende Veränderungen in dem Geiste der Menschen selbst hervorbringen. Als wir an dem Punkte angelangt waren, das Denkmal aufzustellen, da geriethen wir auf Schwierigkeiten, die vielleicht Interesse für Sie haben. Was kann man an ein solches Denkmal schreiben? wie kann man den Mann bezeichnen, der hier gezeigt werden soll? wie kann man ihn dem Volke vorstellen? Eine Reihe von Vorschlägen fand keine Anerkennung, und jetzt sehen Sie das Denkmal fast schmucklos, mit einer ganz kurzen Aufschrift, die vielleicht nicht Allen genügen wird. Man muss sich in die Wissenschaft vertiefen, um zu wissen, was Johannes Müller war. Was that der Mann? Als er anfing, da fehlte noch das Wort, um zu bezeichen, was er werden wollte. Erst später wurde das Wort erfunden, mit dem wir ihn jetzt bezeichnen: Er war ein Biolog. Das ist das einzige Wort, welches wir im Augenblicke haben, um die Arbeit dieses Mannes zum Ausdruck zu bringen; andere Worte wären nur Bruchstücke, welche einen Theil, aber nicht das Ganze bezeichnen. Müller war Professor, an eine bestimmte Aufgabe gestellt. Diese Aufgabe war Anatomie und Physiologie. Je nachdem man ihn betrachtete, konnte der eine sagen, er ist der grösste Anatom, der andere, er ist der grösste Physiolog. Wir vereinigen beides in dem Wort: Biolog. Das bezeichnet, dass er ein Naturforscher war, der das Leben selbst zum Gegenstand seiner Untersuchung machte, der bemüht war, das Leben in seiner Gesammtheit aufzufassen. Vor Müller hat kein anderer Forscher das Leben so studirt, in so grosser Ausdehnung. Er war einer der ersten, welche das Mikroskop zu Hülfe nahmen. Er war aber beschäftigt, das Lebendige zu verfolgen in seiner Thätigkeit, in seinem Handeln, in seiner Aktivität. So ist er hinausgezogen und ist einer der ersten gewesen, welche die lebende maritime Fauna zum Gegenstand ihrer Untersuchungen machten. Ohne Müller's Vorgang würde jene Wanderung sich nicht vollzogen haben, die jetzt nach Italien geht und in der zoologischen Station zu Neapel ihren Mittelpunkt findet. Wozu war das alles?

Es handelt sich zuletzt darum, aus zahllosen Einzelbeobachtungen ein gewisses Facit zu ziehen. Aber eine Summe ist nicht

die Kenntniss des Einzelnen, sondern die des Zusammenhanges. Mit dieser Erwägung kommen wir auf den schwierigen Punkt, der in der Naturwissenschaft bis heute noch nicht zum Austrage gebracht ist und noch lange die Menschen scheiden wird, je nachdem sie sich der einen oder der andern Methode zuwenden. Wir Schüler von Johannes Müller haben seine Methode für die vorzüglichste gehalten. Ich weiss nichts Bedeutungsvolleres den Schülern anzugeben, als diese Methode kennen zu lernen und danach zu handeln. Es war die Methode der wirklichen Beobachtung, der Autopsie. Er nahm die Gegenstände, sei es in die Hand, sei es mit einem Instrument, und berichtete einfach, was das Resultat seiner Beobachtung war. Das ist das, was wir objektive Methode nennen. Er stellte das Objekt unmittelbar vor sich, und in ehrlicher, treuer Wiedergabe versuchte er es seinen Schülern klar zu machen. Ich hebe das hervor, um daran zu erinnern, wieweit sich Müller von einer ganzen Anzahl anderer Naturforscher unterschied und was er selbst als den Unterschied betrachtet hat. Denn darauf sind wir stolz, dass wir einen solchen Vorkämpfer auf dem Gebiete der objektiven Forschung haben. Dieser steht die subjektive gegenüber. Als Müller ein junger Mann war, da war die subjektive Betrachtung noch die herrschende. Sie wissen alle, dass unter den Männern jener Zeit, die hier in der Schule damals wirkten, eine bedeutungsvolle Persönlichkeit vorhanden war: Görres. Er war kein Naturforscher, aber er war ein Vertreter der Richtung, welche die subjektive Auffassung verteidigte und sie in allen Dingen zur anerkannten werden lassen wollte. In gewissem Sinne folgte daraus eine revolutionäre Neigung. Ich habe nicht herausbringen können, ob zwischen dem Lehrer Görres und dem Schüler Müller ein persönlicher Connex bestanden hat. Görres war allerdings Lehrer an der Schule, in welcher Müller herangebildet wurde, aber zwischen Görres und Müller liegt ein leerer Zwischenraum, welcher bis jetzt nicht hat ausgefüllt werden können. Als ich vor 41 Jahren die Trauerrede auf Müller zu halten hatte, forschte ich: Wer hat auf Müller denn eigentlich eingewirkt, dass er in eine solche Richtung gekommen ist? Görres war ein religiöser Mann, der die Dogmen seiner Kirche hochhielt. Müller wollte nicht als Dogmatiker betrachtet werden. Anscheinend hatte er keinen unmittelbaren Zusammenhang mit Görres, aber die grosse Bewegung,

welche damals bestand und welche in Görres einen energischen Verfechter fand, war eine nachhaltige und wirkte gewiss auch auf Müller nach der Richtung ein, ihn zum Nachdenken und zu jener Unabhängigkeit zu bringen, die er in der Wissenschaft bewahrt hat. Dieser objektiven Wissenschaft stand schon damals eine andere Wissenschaft entgegen, die falsche Naturwissenschaft, wie Müller sie nannte und die er entschieden bekämpfte. Die Männer, welche diese Richtung vertraten, waren stolz, sich Naturphilosophen zu nennen.

Zur Zeit, als Müller jung war, verdichtete sich diese Richtung zu der Vorstellung, dass aus der Substanz, aus der Materie heraus mit oder ohne äussere Einwirkung sich neue Verbindungen gestalten könnten, die sich allmählich vollkommener ausbildeten und zur Erzeugung lebender organischer Formen führten. Man hat das Urzeugung genannt. Wenn sich das fortsetzen würde, käme man zu immer neuen Formen. Ich möchte dabei bemerken: In dieser Beziehung giebt es keine Grenze für dasjenige, was man vom Standpunkt einer allgemeinen philosophischen Betrachtung verlangen kann, als das, was man thatsächlich nachweisen kann. Noch niemals aber ist es gelungen, zu beobachten, dass aus einer leblosen Substanz eine lebende wird. Alle Versuche dieser Art sind gescheitert. Daraus könnte man den Schluss ziehen, dass eine Urzeugung nicht erfolgt ist. Müller selbst hat davor gewarnt, diesen Schluss zu ziehen: er sagt, man weiss es nicht; aber man kann keine lebende Substanz erzeugen. Nichtsdestoweniger könne man nicht wissen, ob sie nicht auf diesem Wege entstehen kann. So lange man aber das nicht nachweisen könne, müsse man auch die Möglichkeit bei Seite lassen. Das erfordert Entsagung. Setzt man sich aber hin und grübelt man nach, wie es sein könnte, so kommt man auf ein Dogma. Wenn man das nicht will, so bleibt man eben Naturforscher. Müller ist dies geblieben. Seine Methode haben wir mit Bewusstsein fortgesetzt. Sein Beispiel zeigt aber auch, wie vorsichtig man sein muss. Es ist möglich, dass man schliesslich doch zu keiner Lösung der Frage kommt, sondern nur zu einem: „Ich weiss es nicht." Sehen wir an einem Beispiel, wie für Müller lange nach seiner Studienzeit die Versuchung begann, über diese Grenze hinaus zu gehen. Als er einst in Triest in einer Holothurie eine Schnecke fand, fragte er, ob die Schnecke aus dieser entstanden oder ob sie von aussen in die Holo-

thurie hinein gekommen sei. Zweifellos hatte er eine heimliche Neigung, das Erstere für richtig zu halten. Aber seine Forschungen blieben ohne Erfolg. Ich führe das nur an, um weiten Kreisen eine Idee von der Schwierigkeit solcher Forschungen zu geben, und davor zu warnen, jene Männer der Wissenschaft gering zu schätzen, die da sagen: „Wir wissen es nicht!"

Wir Schüler von Müller sind in manchen Stücken weiter gegangen als er; er ist immer streng der akademische Lehrer geblieben, wir Jünger sind darüber zuweilen hinausgegangen, und unsere Nachfolger sind wieder im Begriff, noch einen Schritt weiter zu gehen. Wir haben gesucht, das gelehrte Wissen grösseren Kreisen des Volkes zugänglich zu machen; nun sind Andere gekommen und haben gesagt: das Volk braucht auch Volks-Universitäten. So weit sind wir nicht gegangen. Ich halte es für verwerflich, die Leute in der Unwissenheit zu halten, möchte sie aber auch nicht mit einer Wissenschaft beglücken, welche blosse Möglichkeiten zu Glaubensartikeln ausgestaltet. Die Gefahren einer solchen Lehre sehen wir an dem Darwinismus, der leicht in Willkürlichkeiten ausläuft. Müller blieb seiner Wissenschaft treu. Sein Misserfolg mit der Schnecke und der Holothurie hatte niederdrückend auf ihn eingewirkt, denn er war es nicht gewöhnt, auf seiner Siegeslaufbahn einen Misserfolg zu haben. Aber seine positiven Untersuchungen sind grundlegend geblieben bis auf den heutigen Tag. Er war und blieb immer ein Biolog. Auch weise ich darauf hin, dass es sich bei seinen Forschungen stets um Vorgänge der lebenden Natur handelte, wenn er auch in den letzten Jahren seines Lebens Versteinerungen in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen hat. Auch die Pflanzen waren für ihn lebende Substanz, sie galten ihm als Kriterien, an denen er die Richtigkeit seiner Methode ermessen konnte. So kam es, dass er geworden ist der Repräsentant der Gesammt-Wissenschaft, welche wir Biologie nennen. In dieser Lehre, denke ich, werden wir in Deutschland immer noch stärker werden, denn augenblicklich giebt es kein anderes Land der Welt, wo die Biologie anhaltender und mit grösserem Erfolge getrieben worden wäre.

Diese Betrachtung wird Ihnen zeigen, dass wir es hier zu thun haben im engsten Sinne mit einem Manne der wahren Wissenschaft, mit einem Gelehrten höchsten Ranges, aber auch mit einem

Forscher, bei dem die Grösse seines Forschungstalentes nur übertroffen wurde durch die Grösse seines Wissens. Er war einer der gelehrtesten und zugleich einer der ehrlichsten Lehrer in Bezug auf die Verdienste anderer Forscher; wenn es ihm auch manchmal schwer hielt, so hat er dennoch nie zurückgehalten, seine Anerkennung zu zollen, wo er von der Wahrheit überzeugt war. Und wie er ein Repräsentant der wahren Forschung war, so war er auch ein Mann des Friedens. Er übte dieselbe Resignation, die er gegenüber der Welt der Forschung und des Wissens übte, auch in der politischen Welt. Er war und blieb ein einfacher Mann der Wissenschaft und als solcher ein Mann des Friedens. Es freut uns, dass er auf öffentlichem Platze in dieser seiner Geburtsstadt ein Denkmal erhalten hat. Möge in ganz Rheinland empfunden werden, dass hier ein Mann geboren ist, welcher in der ganzen Welt die höchste Anerkennung gefunden hat. Schon König Friedrich Wilhelm IV. hatte auf Müller ein gnädiges Auge geworfen und den Auftrag gegeben, dessen Bild für die Nationalgalerie zu malen, eine seltene Ehre, welche zeigt, wie sehr der Ruhm Müller's innerhalb der noch kleinen Welt des Wissens, die er damals vertrat, sich ausgebreitet hatte. Das Monument, welches jetzt hier enthüllt werden soll, wird sicherlich grossen Einfluss ausüben; möge es die Gemüther der Jugend anregen und alle zur Nacheiferung anspornen. —

Nachdem die Hülle gefallen war, übergab im Namen des engeren Ausschusses der Rektor der Universität Bonn, Professor Dr. Koester, das Denkmal der Stadtverwaltung mit folgender Ansprache:

Hochansehnliche Versammlung! Ein Schauer der Ehrfurcht durchbebte uns, als das Bildniss des Mannes vor uns erstrahlte, dessen geniales Denken, dessen universelles Wissen, dessen nie versiegende Thatkraft uns heute noch unbegreiflich erscheinen. Unsterblich wiedergeboren durch Geist und Hand des Künstlers, steht der grosse Meister vor uns, als wolle er von neuem die lodernde Begeisterung entfachen, mit welcher er von Beginn seiner Laufbahn bis zum letzten Tag seines Lebens die Jünger und Schüler an sich riss, um sie zur Wissenschaft und Wahrheit

zu entflammen. Nicht ein Schlachtenheld, nicht ein Held der That, kein beschaulicher Dichter, der die Seele des Volkes ergriff, steht er da, nein, ein Denker und Forscher ist es, der mit heisser Begier die Gesetze der Gestaltung des Lebens zu ergründen suchte. Kein Schlagwort einer gemeinverständlichen Entdeckung oder Erfindung ist mit dem Namen Johannes Müller verknüpft, sein Werk prunkt nicht im Lichte praktischer Verwerthung, es ruht in der Tiefe wie die Grundmauern eines Riesengebäudes; und wenn auch alles, was er über der Erde an dem Bau vollendet hat, mit der Zeit verwittern sollte, so werden doch die Fundamente für alle Zeiten unerschütterlich feststehen. Coblenz ehrt sich selber, dass es aus innerer Erkenntniss der geistigen Grösse seines genialen Sohnes ohne äussere Veranlassung dessen Bild in Erz an der Stätte errichten liess, in deren unmittelbarer Nähe derselbe geboren, an welcher er als Kind gespielt, an der er als Jüngling schon geträumt hat von den Gestalten, die den unersättlichen Wissensdurst und Forschungstrieb im späteren Leben beschäftigten, an der Stätte, an welche er als Mann noch oft zurückgekehrt ist, getrieben von Sehnsucht und Heimathliebe und empfangen von den Armen der liebenden Mutter. Aber Coblenz ehrt auch mit sich das ganze Rheinland, denn es ist die erste Stadt am Rheine, welche stolz, die Geburtsstadt eines grossen Gelehrten zu sein, diesem ein Denkmal mitten im Herzen der Stadt zum bleibenden Gedächtniss der Bürger vor deren Augen stellt. Wie die leibliche Mutter sich beglückt fühlte, ihren Sohn auf der höchsten Höhe seines Ruhmes erschauen zu können, so soll Coblenz sich gehoben fühlen von dem beseligenden Gefühle, dass es die Heimathstadt dieses Genius ist. Doch dreifach ist die Heimat eines grossen Geistes: geheiligt ist der Ort, da er geboren, verklärt ist die Stätte, da er gereift ist und das Licht seines Geistes leuchten liess, geweiht ist die Erde, in die er von der Höhe seines Daseins zurückkehrte zur ewigen Heimath. Aus bescheidenen bürgerlichen Verhältnissen entsprossen, aber schon als Knabe durch Begabung und Eifer über seine Altersgenossen hervorragend, zog der Jüngling, nachdem er in der gleichfalls an diesen Platz angrenzenden Schule seine wissenschaftliche Vorbildung erworben, nach der neugegründeten rheinischen Hochschule in Bonn. Dort, wo das durch mythen- und sagenumwobene Berge beengte romantische Rheinthal sich zu

einer sonnigen, heiteren und fruchtbaren Ebene erweitert, da entfaltete sich auch der von Träumereien und Phantasiegebilden durchflochtene Geist Müller's zu üppiger Blüte. Die aufgehende Sonne der jungen rheinischen Universität hat wie mit einem Schlage die Morgennebel, die auf der Jugendbrust des Jünglings lagen, zertheilt, um die Schönheit und Klarheit der Seele derselben zu enthüllen. Beispiellos ist der rasche Entwickelungsgang des jungen Müller in Bonn, in wenigen Jahren hat sein Geist Bahnen durchschritten und den biologischen Wissenschaften eröffnet, nach welchen diese Jahrzehnte lang mühsam gesucht hatten. Es ist ja bekannt, wie er schon im zweiten Jahre seiner Studien den Preis empfing, den die Universität zum erstenmal zu vertheilen hatte, wie er nach 3 Jahren schon den Doktortitel erwarb, dann Privatdozent, ausserordentlicher und schliesslich ordentlicher Professor wurde. Aber Bonn hat nicht lange sich seiner erfreuen können. Es ist nun mal so Brauch, dass die grosse und bevorzugte Universität Berlin die anderwärts gereiften Früchte einheimst. 1833 übernahm Müller die Professor für Anatomie und Physiologie in Berlin. Und nun ist es Sache meines hier vor mir stehenden Kollegen der Berliner Universität über die weiteren Geschicke und Thaten Müller's zu berichten. Die Universität Bonn aber ist heute noch stolz, einen solchen Genius über ein Jahrzehnt besessen und die medizinische Fakultät insbesondere ihn gezeitigt zu haben. Im Namen der letzteren wird mein Kollege Schede den ersten Kranz an Denkmals Stufen niederlegen. (Dies geschieht.) Neidlos über den Vorzug Berlins stehe ich als Vertreter Bonns hier, um im Verein mit den Vertretern der Universität Berlin auf das Recht zu verzichten, dieses Denkmal an beiden Stätten der geistigen Heimath Müller's errichtet zu wissen. In ihm zieht Müller als Siegesheld in seine Vaterstadt ein, und die Vertreter Berlins und Bonns öffnen ihm die Thore. Man hat mir den ehrenvollen Auftrag gegeben, im Namen des engeren Denkmalsausschusses das hehre Kunstwerk der Heimathstadt Coblenz zu übergeben. Hochverehrter Herr Oberbürgermeister, ich richte meine Worte an Sie, als den Vater der Stadt Coblenz. Nehmen Sie dieses Denkmal als ein Vermächtniss aller Verehrer des grossen Sohnes Ihrer Stadt in Schutz und Obhut. Coblenz kann stolz sein und ist stolz auf den Genius, den es geboren, lehren Sie Ihre Bürger, dass der Ort, da ein

grosser Geist geboren, heilig ist, dass sie das Bildniss des Geisteshelden mit der Ehrfurcht beachten und begrüssen sollen, die ihm gebührt.

Nachdem der Oberbürgermeister Schüller von Coblenz Namens der Stadt das Denkmal übernommen hatte, schloss der Rektor der Berliner Universität, Professor Dr. Waldeyer, die erhebende Feier mit nachstehenden Worten:

Als einer der Nachfolger im Amte Johannes Müller's in Berlin begegne ich in unserer anatomischen Anstalt, insbesondere in der Sammlung und in den Akten derselben, auf Schritt und Tritt den Spuren des grossen Mannes, und es vergeht kein Tag, an welchem nicht sein Andenken uns, mir und meinen Mitarbeitern am anatomischen Werke lebendig vor die Seele tritt!

Und wie tritt nun dieses Bild, welches wir in Erz hier schauen, vor uns hin?

Aus der Fülle dessen, was Sie soeben vom Munde eines der grössten Schüler Johannes Müller's, Rudolf Virchow's, vernommen haben, will ich hier unter freiem Himmel, angesichts des Standbildes, vor allem Volke, zu dem ja doch in erster Linie dies Bildwerk sprechen soll, hervorheben, dass wir in Johannes Müller einen der grössten Förderer der biologischen Wissenschaften aller Zeiten verehren, der nicht nur die Anatomie, Zoologie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte mit einer Fülle von ihm entdeckter neuer Thatsachen bereicherte, sondern darin seine höchste Bedeutung hat, dass er das vorhandene ungeheure thatsächliche Material geistig zu ordnen und zu durchdringen verstand und als einer der Ersten uns die Wege wies, auf denen es in ferner Zukunft einmal gelingen mag, das Wesen des Lebens zu erkennen und die mannigfachen Gestalten, unter denen es uns in der Pflanzen- und Thierwelt in schier unendlicher Fülle entgegentritt, von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus zu begreifen.

Unter den Arbeitern auf dem Felde der Wissenschaft giebt es solche, die den Boden vorbereiten, solche, die die Früchte sammeln, herrichten und aufspeichern, aber auch solche, welche die Saatkörner liefern und ausstreuen, aus denen immer neue Frucht, tausendfältig sich vermehrend von Geschlecht zu Ge-

schlecht, hervorspriesst. Zu diesen Säemännern auf dem Gebiete der Wissenschaft vom Leben, weit über den engeren Rahmen der Anatomie hinaus, gehört Johannes Müller! Durch ihn ist ein immerdar lebendig fortwirkender, befruchtender und neu zeugender Strom von Gedanken in die biologischen Wissenschaften hineingekommen, der nimmermehr versiegen wird und diesen ihre heutige Gewandung zum grossen Theile gegeben hat.

Sollte dereinst der Newton für die Biologie erstehen, so war Johannes Müller sicher ein ihm geistesverwandter Vorarbeiter!

Diesem zum Zeugniss ist dies Erzbild errichtet worden. Dankbar stehen wir an seinen Stufen, und die kommenden Geschlechter werden es von uns noch rühmen, dass wir es errichtet haben: ein Wahrzeichen in der Geschichte der Wissenschaft!

Oskar Hertwig, von la Valette St. George,
Wilhelm Waldeyer.

Aus dem histologischen Laboratorium der Universität Kasan (Prof. C. Arnstein).

Zur Innervation der Harnblase[1]).

Von
Dr. N. Grünstein.

Hierzu Tafel I.

Die Lehre von der Innervation der verschiedenen Organe hat im letzten Decennium ganz bedeutende Fortschritte gemacht dank der Entdeckung der Ehrlich'schen Methylenblauinjection und den Verbesserungen, welche an dieser Methode von C. Arnstein (2) und seinen Schülern Smirnow und A. Dogiel vorgenommen worden sind. Seitdem es diesen Forschern gelungen ist, Mittel zu entdecken, welche es gestatteten, die sonst leicht verschwindende blaue Färbung der nervösen Elemente auf die Dauer zu fixiren (Pikrocarmin und pikrinsaures Ammoniak), ist die histologische Technik um eine für das Stadium der Nervenapparate und Nervenendigungen in den peripheren Organen unersetzliche Methode bereichert worden.

Wir besitzen auch bereits eine ganze Anzahl von Untersuchungen, die vorzüglich mit dieser Methode ausgeführt, die Frage über die Innervation mehrerer Organe bedeutend gefördert haben. Wir weisen hier nur auf die aus dem hiesigen Laboratorium stammenden Arbeiten hin, auf die Untersuchungen von A. Dogiel, Smirnow (3), Agababow (4), Timofejew (5 u. 6) und Ploschko (7), die uns den Werth der in Rede stehenden Methode zur Genüge erkennen lassen.

1) Die vorliegende Untersuchung ist bereits vor längerer Zeit ausgeführt. In der durch äussere Verhältnisse nicht zu Stande gekommenen Absicht dieselbe fortzusetzen, wurde die Publication bis auf den heutigen Tag verschoben.

Im Folgenden sollen kurz die Resultate meiner Untersuchungen über die Innervation der Harnblase mitgetheilt werden, die ich auf Anrathen und unter Leitung des hochverehrten Herrn Prof. C. Arnstein im hiesigen Laboratorium angestellt habe.

Zur Färbung der nervösen Elemente wurde fast ausschliesslich die Ehrlich'sche Methode angewandt, d. h. es wurde dem durch Chloroform tief betäubten, aber noch athmenden Thiere eine erwärmte 1 $^0/_0$ige Lösung von Methylenblau (Grübler) in physiologischer Kochsalzlösung injicirt. Die Injection geschah beim Frosch durch die V. abdominalis, bei kleinen Säugern durch das Herz, bei grössern durch die Aorta. Nach 20 Minuten, resp. einer Stunde wurde die Bauchhöhle eröffnet, die Harnblase herausgeschnitten und unter dem Mikroskop das Eintreten der maximalen Färbung abgewartet, was gewöhnlich nach einer halben oder ganzen Stunde einzutreten pflegte. Darauf kam die Blase auf 24 Stunden in eine kalt gesättigte wässerige Lösung von pikrinsaurem Ammoniak und von da aus zur Aufhellung in eine Lösung von folgender Zusammensetzung:

Ammonium pikronitric. (obige Lösung)	8	Th.
Glycerin	12	„
Aq. destill.	12	„

In dieser Mischung können die Präparate beliebig lange aufbewahrt werden.

Der Nervenapparat der Froschharnblase.

Aus der makroskopischen Anatomie wissen wir, dass die Harnblase des Frosches sowohl vom cerebrospinalen als auch vom sympathischen Nervensystem innervirt wird. Beiderlei Fasern bilden ein dünnes Nervenstämmchen, das unmittelbar unter der Vereinigungsstelle des achten und neunten Spinalnerven vom Plexus ischio-s. sacrococcygeus abgeht. Ausserdem giebt es noch in der Harnblasenwand eine grosse Anzahl von automatischen Nervenapparaten, die sich in Gestalt von grösseren oder kleineren Nervenknoten präsentiren. Ein solches Ganglion besteht, unter dem Mikroskop betrachtet, aus Nervenzellen und Nervenfasern. Die Zellen sind von runder oder ovaler Form und besitzen einen oder zwei Ausläufer. Sowohl diese als auch die Zellkörper lassen sich nur schwer, ev. gar nicht mit Methylenblau färben, man erkennt sie alsdann nur an dem in ihrem Innern eingeschlossenen

gelben resp. braunen Pigmente. Dagegen färbt sich jedesmal wunderschön das die Zelle umspinnende Flechtwerk von feinen varikösen Fäden — der pericelluläre Apparat. Um diesen genauer zu betrachten, suche man sich eine Zelle heraus, die nicht in einem Ganglion, sondern isolirt in der Blasenwand liegt. Solche Zellen giebt es in der Harnblase des Frosches in grosser Menge. In Fig. 1 ist eine solche isolirt liegende Zelle abgebildet. Sie ist ziemlich gross unipolar und besitzt einen die ganze Oberfläche der Zelle einnehmenden, prächtig gefärbten pericellulären Nervenapparat und geraden Fortsatz. Letzterer lässt sich scharf von der Faser unterscheiden, die pericellulär endigt, einmal durch die entgegengesetzte Richtung der beiden Fasern, dann durch ihre Färbung (die pericellulär endigende Faser ist blau violett gefärbt, der gerade Fortsatz roth violett). Endlich ist noch ein Unterschied in der Dicke der beiden Fasern vorhanden: die erstere ist dünn und unterscheidet sich durch nichts von den anderen blassen Fasern des Nervenstämmchens, der gerade Fortsatz dagegen ist bedeutend dicker und kann infolge dessen im Stämmchen weit verfolgt werden.

Die physiologische Bedeutung dieser von J. Arnold (8) zuerst entdeckten aber falsch gedeuteten Apparate ist erst von Ehrlich (1) richtig erkannt worden. Nach seiner Ansicht dienen sie dazu, um der Zelle Eindrücke zuzuführen, während der gerade Fortsatz sie von der Zelle zum Endorgan leitet. Oft beobachtet man, dass ein Nervenapparat von mehreren Fasern gebildet wird, d. h. dass eine Zelle in der Lage ist, von verschiedenen Quellen Eindrücke zu empfangen (Fig. 2). Andererseits findet man Fasern, die mehrere Seitenäste abgeben, welche an verschiedenen Zellen pericellulär endigen, d. h. eine Faser ist im Stande mehreren Zellen Impulse zu senden. Wir finden somit in der Harnblase dieselben Verhältnisse, die Smirnow (3) in den anderen Nervenganglien des Frosches so klar und anschaulich dargestellt hat.

Die pericellulär endigenden Fasern lassen sich häufig sehr weit verfolgen, wobei sie immer blass bleiben und innerhalb der Blasenwand nie eine Markscheide erhalten. Deshalb möchte ich annehmen, dass in dem von mir untersuchten Organe die pericellulären Apparate von marklosen, Remak'schen Fasern gebildet werden, obgleich ich nicht die Möglichkeit ausschliessen

kann, dass sie ausserhalb der Blase markhaltig werden, einmal weil es mir nicht gelungen ist eine solche Faser bis zur zugehörigen Zelle zu verfolgen, dann aber weil in anderen Organen die Zugehörigkeit der pericellulären Apparate zu markhaltigen Fasern direct nachgewiesen worden ist. Zuerst geschah es von Retzius, dann von Smirnow (3) beim Frosch und von A. Dogiel, Timofejew (5) und Ploschko (7) bei Säugern.

Was nun die anderen in der Harnblase vorkommenden Remak'schen Fasern anlangt, so gehören sie zu den motorischen und endigen in den glatten Muskelfasern. Diese Fasern verlaufen grösstentheils in Nervenstämmchen, weshalb ihr Ursprung nicht klargelegt werden kann. Doch findet man hin und wieder an gut gelungenen Präparaten solche Stellen, wo die Verhältnisse nicht so complicirt sind, dann bekommt man ein schönes Bild von einem automatischen Nervenmuskelapparat (Fig. 3).

Die Ansicht, dass die glatte Musculatur vom sympathischen Nervensystem innervirt wird, wurde seit langer Zeit vertreten, doch beruhte sie ausschliesslich auf physiologischen Thatsachen. Der morphologische Nachweis des Zusammenhanges sympathischer Nervenzellen mit Muskelfasern überhaupt wurde geliefert durch die Untersuchungen des Herrn Prof. C. Arnstein (11) und N. Lawdowsky, die vor 15 Jahren angestellt wurden. Mittels der Chlorgoldmethode gelang es ihnen aus der Vorhofsscheidewand des Froschherzens solche Präparate herzustellen, an denen die Nervenfasern von ihren Zellen bis zu den Muskelbündeln verfolgt werden konnten. Diese Beobachtungen sind alsdann von Smirnow (3) für die Herzmusculatur, von Ploschko (7) für die Trachealmusculatur und jetzt von mir für die Harnblasenmusculatur bestätigt worden.

Ploschko (7) machte auch darauf aufmerksam, dass diese Fasern in ihrem Verlaufe nie markhaltig werden, sondern stets den Charakter der Remak'schen Fasern besitzen. Ich sah ebenfalls nie einen solchen Fortsatz myelinhaltig werden, so dass unsere Beobachtungen die Angaben von A. Dogiel, dass die Achsencylinder der motorischen sympathischen Zellen in markhaltige Fasern übergehen, nicht bestätigen.

Die in der Harnblase vorhandenen myelinhaltigen Fasern gehören zwei Categorien an: zur ersteren gehören die dünnen markhaltigen Fasern, die nach der gegenwärtig herrschenden Ansicht dem sympathischen Nervensystem zugezählt werden, zur

zweiten die dicken markhaltigen Fasern des Cerebrospinalsystems. Erstere kommen bei weitem seltener in der Harnblase vor, als letztere; ihre Bedeutung, sowie auch ihr Ursprung bleibt noch immer räthselhaft. An einem Präparate sah ich aus einem Nervenstämmchen, welches aus marklosen und markhaltigen Fasern zusammengsetzt war, eine dünne myelinhaltige Faser austreten, eine Strecke weit isolirt verlaufen und dann sich in ein grosses breitmaschiges Netz von marklosen Fäden auflösen. Ob letzteres einen eigenartigen, vielleicht sensiblen, Nervenendapparat bildet, oder ob es eine motorische Endigung ist, konnte nicht klargelegt werden.

Genauere Angaben können wir über die dickeren markhaltigen Fasern machen. Sie sind alle cerebrospinalen Ursprungs, sensibler Natur und besitzen einen eigenartigen Endapparat, der von Ehrlich (1) zuerst als „Endbäumchen" beschrieben worden ist. Ehrlich berichtet, dass er in der Harnblase des Frosches sensible Nervenendapparate gesehen habe, „die sich als ziemlich grosse rundliche Flecke präsentiren, die aus der successiven Theilung einer einzigen markhaltigen Nervenfaser hervorgehen. Die Terminalfasern dieser Verzweigungen tragen sämmtlich endständige Knöpfe". Diese Angaben sind dann u. A. von Cuccati und jüngst von Huber (Journal of comparative Neurology Vol. VII) bestätigt worden. Diese Endapparate sind in der Froschharnblase in grosser Menge vorhanden. Ich habe Präparate gesehen, wo das ganze Sehfeld von solchen Endbäumchen eingenommen war. Sie lagen entweder isolirt, wobei ihre charakteristische Form deutlich hervortrat, oder so dicht neben einander, dass man auf den ersten Blick glauben möchte, sie bilden ein Netzwerk, doch überzeugt man sich mit Hülfe stärkerer Systeme, dass überall nur eine Ueberkreuzung, nicht aber Verschmelzung der Fäden stattfindet (Fig. 4).

Fig. 5 stellt einen isolirten Endapparat bei starker Vergrösserung dar. Die dicke myelinhaltige Nervenfaser tritt aus dem Stämmchen aus, begiebt sich nach oben, und indem sie allmählich immer dünner und dünner wird und ihre Markscheide verliert, zerfällt sie in eine Menge dünner variköser Fäden, die an ihren Enden knopfförmige Verdickungen tragen. Einen solchen Apparat möchten wir als „terminales" Bäumchen bezeichnen, da mit dem Apparat auch die Faser aufhört, zum Unterschied von „lateralen" Apparaten, die von myelinlosen Collateralen mark-

haltiger Fasern, welche an den Ranvier'schen Einschnürungen abgehen, gebildet werden.

Was nun die Lage der Endapparate anbetrifft, so bietet das Studium derselben in der Froschharnblase einige Schwierigkeiten, da man keine Schnitte anfertigen kann. An Flächenpräparaten treten die in Rede stehenden Gebilde am schärfsten hervor, wenn man das Epithel entfernt, deshalb darf man annehmen, dass sie im subepithelialen Gewebe liegen. Intermuskuläre sensible Endapparate, wie sie Agababow (4) im Ciliarkörper und Ploschko (7) in der Trachea beschrieben haben, und wie wir sie bei Säugern auch in der Harnblase gefunden haben, besitzt die Froschharnblase nicht. Dies lässt sich durch die Dünne der Wandung und das Fehlen verschiedener Muskelschichten leicht erklären.

Die Innervation der Säugethierblase.

Untersucht wurde die Harnblase von Maus, Ratte, Katze und Hund. Positive Resultate wurden nur bei dem letzterwähnten Thiere erhalten. Bei diesem kommt der N. vesicularis nach Ellenberger und Baum vom N. haemorrhoidalis posterior. Auf seinem Wege zur Harnblase erhält er noch sympathische Fasern, welche vom Plexus hypogastricus stammen. Wie beim Frosch, so finden sich auch bei Säugern in der Blasenwandung Nervenganglien verschiedener Grösse, die sich recht schön mittels der Ehrlich'schen Methode demonstriren lassen. Zu diesem Ende macht man einem jungen Hund in der oben angegebenen Weise eine Injection, schneidet die Blase heraus und füllt sie mit einer physiologischen Kochsalzlösung. Dadurch wird die Blasenwand ausgedehnt, die Luft bekommt Zutritt zu allen Theilen derselben und die Färbung tritt scharf hervor. Man sieht alsdann schon mit unbewaffnetem Auge, noch besser aber mit der Lupe die intensiv blau gefärbten Nervenganglien und die dazwischen liegenden grösseren Nervenstämmchen. Die Hauptmenge dieser Ganglien liegt an der Eintrittsstelle der Ureteren, dann am Hals und an den Seitentheilen der Blase, dagegen sieht man keine am Vertex vesicae. Im Grossen und Ganzen begleiten sie die Blutgefässe. Ausser diesen verhältnissmässig grossen Ganglien finden sich noch zahlreiche kleine, die nur unter dem Mikroskop sichtbar sind. Die Zellen dieser Ganglien sind gross, multipolar

und lassen sich leichter als die des Frosches mit Methylenblau färben. Die Protoplasmafortsätze theilen sich und verlieren sich im Ganglion, während der Achsencylinderfortsatz für gewöhnlich in ein Stämmchen eintritt.

Was nun die Fasern der letzteren anlangt, so kann ich vorläufig nur über einen Theil der dicken markhaltigen Nervenfasern positive Angaben machen. Diese habe ich bis zu ihren Endapparaten verfolgt, was, soviel ich weiss, zum ersten Male gelungen ist. Die in Fig. 6 dargestellten Endapparate sind der Harnblase eines jungen Hundes entnommen. Sie sind nicht so complicirt, wie die des Frosches und erscheinen etwas mehr als jene in die Länge gezogen, was wohl mit der Faserrichtung des Stromas, in dem die Endbäumchen liegen, in Zusammenhang stehen dürfte.

Bis jetzt konnte ich nur intermusculäre Endapparate nachweisen, doch sind wahrscheinlich auch subepitheliale vorhanden.

Ueber die Nervenendigungen im Epithel selbst sei hier nur Folgendes bemerkt. Retzius (10) beschreibt in der Harnblase des Kaninchens Nervenfasern, die in das Epithel eintreten und sich hier tangential verzweigen. Dabei treten sie ganz nahe an die Oberfläche heran, hören aber niemals hier auf, sondern kehren wieder in die Tiefe zurück, wo sie frei endigen. Auf diese Weise entstehen in den oberflächlichen Epithelschichten Nervenbögen, die nach Retzius deshalb vorhanden sind, weil die Blase verschieden gedehnt wird.

Ich beobachtete im Epithel der Katzenblase noch andere Endapparate, welche die Zellen umgeben (Fig. 7). Ihrem morphologischen Charakter nach ähneln sie denjenigen, welche Timofejew (6) an den Epithelzellen des Vas deferens und an den unteren Zellen des Stratum Malpighii der Haut der Glans penis beim Kaninchen und Ploschko (7) in der untern Schicht des vielschichtigen Epithels der Epiglottis beschrieben haben. Prof. Arnstein ist geneigt in diesen Apparaten pericelluläre Nervenendapparate zu sehen, die denjenigen analog sind, welche er an den Drüsenzellen beschrieben hat.

Zum Schluss möchte ich noch erwähnen, dass die Frage über den Nervenapparat der Harnblase in jüngster Zeit besonderes Interesse gewonnen hat, dank den Untersuchungen, welche auf diesem Gebiete von physiologischer Seite vorgenommen worden

sind. So studierte Zeissl (13) das Verhalten der entnervten Blase. Er durchschnitt bei Hunden die beiden NN. hypogastrici und errigentes. Bei den Thieren, welche die Operation überlebten, funktionirte die Blase vollkommen normal. Daraus schloss er, dass in der Blasenwand Nervenapparate da sein müssen, welche automatisch wirken können, oder dass die Blase noch von anderer Seite innerviert wird. Letzteres wird jedoch durch folgenden Umstand widerlegt: wenn man gleichzeitig beide NN. splanchnici reizt, erfolgt eine Zusammenziehung des Detrusors und Eröffnung des Sphincters. Wenn man aber die erwähnten Nerven nach der Durchschneidung der beiden NN. hypogastrici und errigentes reizt, so bleibt der Effect aus. Es folgt daraus, dass die Reize, um vom Splanchnicus zur Blase zu gelangen, die beiden letztgenannten Nerven passiren müssen.

Goltz und Ewald (14) untersuchten, in wiefern die operative Entfernung verschiedener Rückenmarksabschnitte Functionsstörungen in den verschiedenen Organen hervorruft. Durch eine grosse Anzahl von Versuchen haben sie zunächst feststellen können, dass ein Hund am Leben bleibt und Jahre lang vollständig gesund sein kann, wenn er von den grossen Nervencentren nur noch das Gehirn und Halsmark beibehält. Die Blase wird nur unmittelbar nach der Entfernung des Lenden- und des Kreuzbeinmarks funktionsunfähig: sie wird durch angesammelten Harn so weit ausgedehnt, dass es nothwendig wird, von Zeit zu Zeit ihren Inhalt durch vorsichtigen Druck auf die Bauchdecken zu entleeren. Allmählich aber bessert sich der Lähmungszustand, man bemerkt, dass das Thier längere Zeit trocken bleibt und der Harn von selbst in grösseren Mengen ausgetrieben wird. Nach Verlauf von noch einiger Zeit funktionirt die Blase ganz normal.

Auf Grund dieser physiologischen Thatsachen müssten wir annehmen, dass in der Blase ein selbstständiger vom Cerebrospinalsystem unabhängiger Reflexbogen vorhanden ist, so wie es A. Dogiel (12) in einigen anderen Organen (im Ganglion stellatum, in allen Ganglien des Brusttheiles des Sympathicus, im Ganglion coeliacum, in den Ganglien der Auerbach'schen und der Meissner'schen Geflechte) nachgewiesen haben will. Alle diese Nervenganglien sollen nämlich nach seiner Ansicht zweierlei Arten von sympathischen Zellen enthalten: sensible und mo-

torische, die mit einander folgendermaassen verbunden sind: der Achsencylinderfortsatz einer motorischen Zelle endet in den glatten Muskelfasern, während die Protoplasmafortsätze sich wiederholt theilen und im Ganglion verästeln. Mit diesen Verästelungen tritt in Contact der Achsencylinderfortsatz der sensiblen Zellen entweder direct durch seine Endverzweigungen oder durch die seiner Collateralen. Auf diese Weise entsteht im Ganglion aus den protoplasmatischen Fortsätzen der motorischen Zellen und den Endzweigen der Achsencylinder der sensiblen Zellen ein Nervengeflecht, das A. Dogiel (12) intercelluläres nennt. Was nun die Protoplasmafortsätze der letzterwähnten Zellen anlangt, so konnte er sie bis zur Mucosa und Submucosa verfolgen. Ihre Endapparate sah er nicht, doch ist er der Meinung, dass sie ebensolche Endapparate besitzen, wie die myelinhaltigen cerebrospinalen Nervenfasern.

Wie wir nun gesehen haben, lässt sich in der Harnblase ein ähnlicher automatischer Reflexbogen anatomisch nicht nachweisen. Auch scheint uns A. Dogiel für die von ihm untersuchten Organe diesen Beweis nicht geliefert zu haben, da es ihm nicht gelungen ist, die Achsencylinderfortsätze seiner sensiblen Zellen direct von den Zellkörpern bis zu den Endverästelungen zu verfolgen, welche in Contact treten sollen mit den Enden der protoplasmatischen Fortsätze seiner motorischen Zellen.

Zum Schluss möchte ich noch dem Wirklichen Staatsrath Herrn Professor Dr. C. Arnstein für die Anregung zu dieser Arbeit und die liebenswürdige Unterstützung während der Ausführung derselben auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literatur-Verzeichniss.

1. Ehrlich, P., Ueber die Methylenblau-Reaction auf die lebende Nervensubstanz. (Deutsche medicinische Wochenschrift, 1886, Nr. 4, Vortrag vom 21. December 1885.)
2. C. Arnstein, Die Methylenblau-Färbung als histologische Methode (Anatomischer Anzeiger Nr. 5 u. Nr. 17, 1887.)
3. Smirnow, A., Beiträge zur Histologie des peripheren Nervensystems der Batrachier. (Inaug.-Diss. Kasan, 1891. Russisch.)

4. Agababow, A., Ueber die Nervenendigungen des Ciliarkörpers bei den Säugethieren und beim Menschen. (Inaug.-Diss. 1893, Kasan. Russisch.)
5. Timofejew, D., Ueber die Nervenendigungen der männlichen Geschlechtsorgane bei den Säugethieren und Menschen. (Inaug.-Diss. 1896, Kasan. Russisch.)
6. Derselbe, Ueber eine besondere Art von eingekapselten Nervenendigungen in den männlichen Geschlechtsorganen b. Säugethieren. (Anat. Anz. Bd. XI, Nr. 2, 1895.)
7. Ploschko, A., Ueber die Nervenendigungen im Larynx und in der Trachea der Säugethiere. (Inaug.-Diss. Kasan, 1896. Russisch. Anat. Anz. Bd. XIII. Nr. 1 u. 2 1897.)
8. J. Arnold, Zur Histologie der Lunge. (Virchow's Arch. Bd. 28. 1863. H. 5 u. 6.)
9. Derselbe, Ueber die feineren Verhältnisse der Ganglienzellen in dem Sympathicus des Frosches. (Virch. Arch. Bd. 32. H. 1. 1865.)
10. Retzius, G., Biologische Untersuchungen. Neue Folge IV, 1892.
11. C. Arnstein und N. Lawdowsky, Ueber die Fortsätze der Nervenzellen in den Herzganglien. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.)
12. A. Dogiel, Zur Frage über den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46, 1886). Zwei Arten sympathischer Zellen. (Anat. Anzeiger Bd. II, Nr. 22. 1895.)
13. Zeissl, M. v., Ueber die entnervte Blase. (Wiener klin. Wochenschrift Nr. 20. 1896.)
14. Goltz u. Ewald, Der Hund mit dem verkürzten Rückenmarke. (Pflüger's Archiv Bd. 63. 1896.)

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1. Ganglienzelle aus der Wand der Froschharnblase mit geradem Fortsatz und pericellulärem Apparat. Methylenblauinjection, Zeiss, Homog. Immers. $^1/_{12}$ Comp. Ocul. 6.

Fig. 2. Zwei Ganglienzellen aus der Wand der Froschharnblase. Die pericellulären Apparate werden von verschiedenen Nervenfasern gebildet. Methylenblauinjection, Zeiss, Homog. Imm. $^1/_{12}$ Comp. Ocul. 6.

Fig. 3. Drei Ganglienzellen aus der Wand der Froschharnblase. Der gerade Fortsatz endigt in der Muskulatur, die pericellulären Apparate werden von der Nervenfaser, welche aus dem Stämmchen heraustritt, gebildet. Methylenblauinjection, Zeiss, Oc. IV, Obj. Trockenapochr. 3,0.

Fig. 4. Subepitheliale Endbäumchen aus der Wand der Froschharnblase im Zusammenhang mit den sie bildenden Nervenfasern. Methylenblauinjection, Zeiss, Ocul. IV, Obj. A.A.

Fig. 5. Subepitheliales Endbäumchen aus der Wand der Harnblase des Frosches bei starker Vergrösserung (Zeiss, Comp. Oc. 6. Obj. 8,0).

Fig. 6. Intramuskuläre Endapparate aus der Wand der Harnblase des Hundes. Methylenblauinject. Zeiss, Ocul. IV, Obj. D.

Fig. 7. Katze. Blasenepithelzellen mit pericellulären Apparaten. Methylenblauinjection. Zeiss, Homog. Imm. Oc. 8. Tubusl. 16.

(Aus der histologischen Anstalt des Carolinischen Institutes in Stockholm.)

Studien über Neuroglia.

Von

Erik Müller.

Hierzu Tafel II—V und 1 Textfigur.

Das in physiologischer und pathologischer Hinsicht gleich wichtige Gewebe, welches von Rudolf Virchow 1846 im centralen Nervensystem entdeckt und von ihm später Neuroglia genannt wurde, hat eine umfassende Geschichte aufzuweisen, ohne dass wir deshalb zu einer annähernd abgeschlossenen Kenntniss desselben gelangt sind. Dieses hat ohne Zweifel seinen Grund in den Schwierigkeiten, die die Darstellung der Neuroglia in technischer Hinsicht darbietet, Schwierigkeiten, welche sie mit ihrer Schwester, dem eigentlichen Nervengewebe, in hohem Grade theilt. Die Geschichte der Neuroglia lässt sich darum in verschiedene Perioden eintheilen, die in der nächsten Beziehung zu der Entwicklung der histologischen Technik stehen. Unsere gegenwärtige Kenntniss der Neuroglia verdanken wir vor allem der Anwendung zweier ganz verschiedener Methoden, die man nach ihren Erfindern als die Golgi'sche und die Weigert'sche bezeichnet. Der grosse Fortschritt, der diese beiden Lehren von der Neuroglia, die diesen Methoden ihr Entstehen verdanken, gegenüber den früheren Lehren charakterisirt, besteht vor allem

in dem von ihnen gelieferten bestimmten Nachweise, dass die Neuroglia von Zellen oder Zellderivaten gebildet wird, und dass man dadurch von den unbestimmten, mystischen Beschreibungen der Neuroglia als eine homogene, körnige oder schwammigporöse Molekularsubstanz abgekommen ist.

Unter sich zeigen aber diese beiden modernen Lehren von der Neuroglia nicht nur in den Einzelheiten, sondern auch in den Principfragen wichtige Differenzen, welche den Ausgangspunkt für die nachherigen Untersuchungen bilden müssen. Eine kurze Darstellung der betreffenden Lehren scheint darum hier berechtigt zu sein, obgleich dieselben dem Leser dieses Archivs schon wohl bekannt sein dürften.

Die Lehre von der Neuroglia, die wir der Golgi'schen Silbermethode verdanken und zu deren Entwicklung nicht nur der berühmte Entdecker dieser Methode, sondern auch mehrere bedeutende Vertreter der anatomischen Wissenschaft (Kölliker, Ramon y Cajal, Retzius, Lenhossék u. a.) beigetragen haben, schliesst sich sehr nahe den älteren Ansichten an, zu denen Frommann, Deiters und besonders Golgi mit Hilfe älterer Methoden, Zerzupfung und Karminfärbung, gelangt waren. Mittels dem Silberverfahren treten nämlich die schon von den genannten Autoren gefundenen Gliazellen mit einer vorher nicht geahnten Schärfe und Deutlichkeit hervor. Diese sog. Spongiocyten oder Astrocyten bilden den einzigen Bestandtheil der Neuroglia und sind verzweigte Zellen von charakeristischem Gepräge. Von dem kleinen Zellkörper strömt eine Menge feiner, starrer Ausläufer aus, die sich zwischen den nervösen Elementen ausbreiten. Das nähere Studium dieser Zellelemente mit Hinsicht auf ihre Form und ihr Vorkommen wurde also eine der Hauptaufgaben für die Golgi'sche Methode. — Aber auch hinsichtlich der Entwicklung der Gliaelemente und, im Zusammenhang damit, hinsichtlich der Stellung, die diese Elemente in der Gewebelehre einnehmen, gab die Golgi'sche Methode wichtige Aufschlüsse. Sie lehrte nämlich, dass in der ontogenetischen Entwickelung ursprünglich das Stützgerüst des Centralnervensystems von rein epithelialen Zellen, den Ependymzellen, gebildet wird, die sich als cylindrische Elemente von dem Centralkanal bis zur Peripherie des Organes hin erstrecken. Aus diesen Zellen gehen später die Astrocyten hervor, und es ist also die entwickelte Neuroglia

von den Ependymzellen und den Astrocyten gebildet. Jene begrenzen den Centralkanal und senden ihre Ausläufer eine kürzere oder längere Strecke in die Wand des Centralnervensystems hinein, bei den niederen Formen oft bis an die Peripherie hinan, während die eigentliche Glia, die Astrocyten, ein dichtes Gefilze um die nervösen Elemente bilden. Die Neuroglia ist also ein nur von Zellen aufgebautes, rein ectodermales Gewebe.

Weigert[1]) kommt das grosse Verdienst zu, eine besondere Methode, welche die Neuroglia in ihrer Gesammtheit mit einer specifischen Färbbarkeit hervortreten lässt, gefunden und mit bewundernswerther Ausdauer weiter ausgebildet zu haben. Die allgemeine Ansicht über die Neuroglia, zu der er in Folge dieser seiner Untersuchungen gekommen ist, stimmt in der Hauptsache mit der von Ranvier schon vor vielen Jahren ausgesprochenen überein, nämlich dass die Neuroglia aus fortsatzlosen Zellen und von diesen sowohl in chemischer wie in morphologischer Hinsicht differenzirten und auch selbständigen Fasern besteht. Diese Fasern kreuzen einander in verschiedenen Richtungen, und an den Kreuzungspunkten liegen die Zellen, wodurch die Golgi'schen Zell-Silhouetten entstehen, die also keine wirklichen Zellen, sondern nur zellenähnliche Bildungen sind. Die Fasern sind in der ganzen Anordnung so überwiegend, dass man sie als den wesentlichen Bestandtheil der Neuroglia ansehen muss. Die Neuroglia ist also sowohl vom morphologischen, wie vom physiologischen Standpunkte gesehen, eine Bindesubstanz.

Die genannte Structurfrage ist selbstverständlich für die richtige Auffassung der Neuroglia von grosser Bedeutung. Denn von der richtigen Lösung dieser Frage hängt die Auffassung von der Glia als Gewebe ab.

Seit 1895, dem Jahre, in welchem theils Weigert's grosses Werk erschienen ist, theils die mit der Golgi'schen Methode ausgeführten Arbeiten einen gewissen Abschluss erhalten haben, sind verschiedene die Frage von der Structur der Glia behandelnde Werke veröffentlicht worden. Diese Untersucher nehmen zu den Anschauungen Weigert's eine verschiedene Stellung ein. Eine Einigung in der wichtigen Principfrage ist also nicht zu konstatiren. Ich werde im Folgenden auf diese Arbeiten näher eingehen.

1) Abhandlungen, herausgegeben von der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Bd. 19, H. 2. 1895.



Es ist aber nicht allein der structurelle Gesichtspunkt, von dem aus die Neuroglia von Interesse ist. Auch andere Fragen von Gewicht bieten sich dem Erforscher der Neuroglia dar. Vor allem ist hier das Studium der Abhandlung von Weigert sehr belehrend. Man muss mit Weigert zugestehen, dass die Vertheilung und Anordnung der Neuroglia eine Frage von ebenso grosser Bedeutung wie die eben genannte ist. Zur Beantwortung dieser Frage reicht die Golgi'sche Methode nicht aus, was ja auch von den Vertretern derselben anerkannt worden ist. Es ist aber auch hervorzuheben, dass die Golgi'sche Methode in dieser Beziehung zu fehlerhaften Vorstellungen Anlass geben kann. Wie bekannt ist, ist der grosse Vorzug, den diese Methode vor andern für die Nervenhistologie hat, gerade der, dass nur einzelne Zellenindividuen imprägnirt werden. Dasselbe gilt auch in Betreff der Neuroglia. Wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, erscheinen mir diese Bilder vom cellulären Gesichtspunkte aus völlig richtig. Die Golgi-Methode entspricht nach meinem Dafürhalten einer idealen Isolationsmethode für die Gliaelemente. Man kann aber durch die Golgi-Bilder leicht irre geführt werden. Es liegt nämlich sehr nahe, den Versuch zu machen, sich auf Grund der mit der Golgi'schen Methode erhaltenen Bilder eine Gesammtvorstellung von der Neuroglia zu gründen, dadurch, dass man versucht, das Bild in der Phantasie durch Einsetzen in bestimmten Abständen von einander von Zellenelementen zu ergänzen, die in ihrem Aussehen der mit der Golgi'schen Methode gewonnenen gleichen. Thatsächlich findet man in der Literatur solche Abbildungen. Nach meiner Erfahrung sind diese Bilder unrichtig. Durch die Golgi-Bilder allein kann man sich niemals eine allgemeine Vorstellung von der Vertheilung der Neuroglia bilden. Dazu ist, wie auch Weigert erklärt hat, eine Methode erforderlich, welche die Neuroglia quantitativ hervortreten lässt.

Mit der jetzt behandelten Frage von der Structur, der Vertheilung und Anordnung der Neuroglia im Centralnervensystem hängt innig eine andere Frage zusammen, die in der letzten Zeit ebenfalls sehr lebhaft erörtert worden ist, nämlich die Frage von der Function der Neuroglia. Ich meine, dass diese beiden Fragen, wenn man zu einem richtigen Schlusse kommen will, in Zusammenhang mit einander behandelt werden müssen. Will man hier Schlüsse nur von dem cellulären Gesichtspunkte aus ziehen,

so kann dieses leicht zu Irrungen führen. Die Anatomie der Neuroglia, d. h. ihre Ausbreitung und Vertheilung im Ganzen, muss der Functionshypothese zu Grunde liegen.

Von den Gesichtspunkten aus, die im Vorstehenden hervorgehoben worden sind, hat die Glia des menschlichen Centralnervensystems eine grundlegende Bearbeitung von Weigert erhalten. Die vorzügliche Methode, mittelst deren Weigert seine schönen Resultate erhalten hat, ist sonderbarer Weise nur für das Studium der Neuroglia des Menschen geeignet. Für die thierischen Gewebe versagt sie nach den bestimmten Aussprüchen des Autors. Dies ist natürlich in Hinsicht auf die grossen Vortheile, die man in jedem Kapitel der Anatomie von einer vergleichenden Beurtheilung erwarten kann und die hier ja schon a priori zu erwarten wären, zu beklagen.

Das Problem der Neuroglia ist von jeher vor allem ein technisches gewesen. Das, was sich von den oben angegebenen Gesichtspunkten aus für ein erfolgreiches Studium der Neuroglia als nothwendig erwiesen hat, ist vor allem eine Methode, die die Neuroglia distinct und scharf vor den übrigen Bestandtheilen des Nervensystems hervortreten lässt.

Die Untersuchungen, deren Resultate ich in dem Folgenden mitzutheilen beabsichtige, datiren ihren Ursprung von einigen histologisch-technischen Versuchen, die ich im Sommer 1897 auf der zoologischen Station Christineberg mit dem Centralnervensystem verschiedener Vertebraten ausgeführt habe. Durch meine Untersuchungen[1]) über die Anfänge der Ausführungsgänge der Drüsen hatte ich mich davon überzeugt, dass die schönen Resultate, welche die Golgi'sche Methode in dieser Hinsicht giebt, durch die Untersuchung der specifisch gefärbten Zellstrukturen, die man erhält, wenn man mit der bei der Golgi-Methode angewandten Fixirung eine Eisenhämatoxylinfärbung, und zwar nach den vorzüglichen Vorschriften von M. Heidenhain, verbindet, nicht nur bestätigt, sondern auch in vielen Hinsichten erweitert werden. Meine Absicht war es also, zu untersuchen, wie das Nervengewebe gegen ein solches Verfahren reagirt. Das erste Resultat, das ich durch dieses Verfahren erhielt, war eine intensive Fär-

1) Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 45 und Zeitschrift f. wissensch. Zoologie 1898.



bung eines Fasergewirres in dem Rückenmark von Myxine, die sich nur so deuten liess, dass hier eine ganz specifische und vollständige Färbung der Stützgewebe des Rückenmarkes, der Neuroglia, vorlag, alles andere aber, nach richtiger Differenzirung, ungefärbt war. Die Ausdehnung der Methode auf Amphioxus gab auch hier gelungene Resultate.

Diese Ergebnisse liessen mich glauben, eine Methode erhalten zu haben, die mich in kurzer Zeit in den Stand setzen würde, die Bauverhältnisse dieses eigenthümlichen Gewebes bei den verschiedenen Vertebraten in ihrem ganzen Umfange studiren zu können. In dieser Hoffnung wurde ich aber getäuscht. Es ging mir hier ganz wie Weigert. Schon bei den Cyclostomen, noch mehr aber, wenn ich die Untersuchungen auf die höher stehenden Vertebraten ausdehnte, misslangen die Versuche, so dass ich das eine Mal eine sehr schöne Färbung erhielt, das andere Mal bei ganz derselben Behandlung aber nicht eine Spur von dem gewünschten Bilde zu entdecken war.

Was übrigens die von mir angewandte Methode betrifft, so kann sie nicht als eine ganz exacte im Sinne von Weigert betrachtet werden. Dieser grosse Meister der Technik fordert nämlich, dass eine Methode, wenn sie befriedigen soll, mit absolut mathematischer Sicherheit arbeiten muss. Dies thut, wie soeben hervorgehoben wurde, die von mir angewandte nicht. Dazu zeigt sich bei ihrer Anwendung noch eine Ungelegenheit, nämlich die, dass in gewissen Fällen auch ein Theil der nervösen Substanz mitgefärbt wird. Dass ich trotzdem nicht zögere, die folgenden, mit ihr erhaltenen Resultate mitzutheilen, beruht darauf, dass man in den meisten Fällen bei den von mir untersuchten Thieren nach vorsichtiger Differenzirung eine tadelfreie Färbung der Neuroglia erhält, die sowohl quantitativ, wie qualitativ nichts zu wünschen übrig lässt. Dies gilt besonders von Myxine. Uebrigens war es auch nicht meine Absicht, für die Neurogliafärbung eine neue Methode zu begründen, sondern ich wollte hauptsächlich nur die structurellen Eigenthümlichkeiten erforschen. Dass ich im Stande bin, in dieser Hinsicht etwas Neues mitzutheilen, hoffe ich im Folgenden zu zeigen. Eine mathematische Exactheit in einer Glia-Methode erhalten zu können, betrachte ich zur Zeit für ganz unmöglich, da wir nicht die Factoren in der Hand haben, die dabei eine Rolle spielen.

Ich habe das Rückenmark von Amphioxus, Myxine, verschiedenen Selachiern, Knochenfischen, Reptilien, Amphibien und Säugethieren untersucht. Die besten Ergebnisse habe ich in jeder Hinsicht bei den niederen Vertebraten erhalten. Namentlich erwies sich das Rückenmark von Myxine als ein für die Darstellung der Neuroglia sehr günstiges Objekt. Die glücklichen Erfolge bei diesem Objecte stehen ohne Zweifel mit der Abwesenheit des Nervenmarkes in Zusammenhang.

Bei Amphioxus und Myxine verfahre ich so, dass ich das Rückenmark in einer Mischung von Bichr. Kal. 3 $^0/_0$, 1 Th., und käufl. Formol, 4 Th., 24 Stunden lang fixire, dann die Stückchen für 3 Tage in Bichr. Kal. 3 $^0/_0$ lege, sie hierauf in rinnendes Wasser bringe, in dem sie einige Stunden liegen bleiben, und hiernach in Spiritus von 70 $^0/_0$ härte. Sodann färbe ich sie in Eisen-Hämatoxylin nach den vorzüglichen Vorschriften von M. Heidenhain, wobei besondere Aufmerksamkeit auf ein gründliches Auswaschen in fliessendem Wasser nach der Beizung zu richten ist. Wenn die Färbung gelungen ist, wird differenzirt, bis die Nervenelemente eine sehr charakteristische, braungelbe Farbe erhalten haben.

Bei den übrigen Vertebraten ist die Methode viel schwieriger. Wirkliche Totalbilder der Neuroglia habe ich hier nur bei den Haien und den Knochenfischen erhalten. Bei den übrigen Thieren habe ich nur stellenweise gelungene Färbungen erzielt. Die oben genannte Fixirung ist hier nicht anwendbar, weil die Markscheiden eine sehr störende Mitfärbung erleiden. Bei dem Ausprobiren verschiedener Fixirungsflüssigkeiten habe ich bis jetzt als die sich hier am besten eignenden saure Alkoholmischungen: Eisessig und abs. Alkohol oder Carnoys-Mischung (abs. Alkohol, Chloroform, Eisessig) gefunden. Die weitere Behandlung und die Färbung geschehen auch in diesen Fällen nach den gewöhnlichen Regeln. Viel Zeit habe ich darauf verwandt, bei den höheren Vertebraten durch besondere Modificationen der Fixirungs- und Färbungsverfahren bessere Ergebnisse zu erzielen, jedoch ohne grösseren Erfolg.

Eine beachtenswerthe Aehnlichkeit, welche die von mir benutzte Methode mit der Weigert'schen zeigt, will ich hier nicht unberücksichtigt lassen. Weigert theilt nämlich mit, dass man seine Methode u. a. auch zur Darstellung der Gallenkapillaren,

der cuticularen Substanzen der Nierenepithelien und sonstigen Epithelzellen und der doppeltlichtbrechenden Substanz der quergestreiften Muskeln benutzen könne, alles Dinge, die sich auch vorzüglich mittels Eisen-Hämatoxylin färben lassen.

Von einer vollständigen historischen Uebersicht der Neuroglia-Frage sehe ich hier ab, da eine solche in vorzüglicher Weise in den Arbeiten von Weigert, Lenhossék u. a. gegeben worden ist. Hier will ich an den betreffenden Stellen von der Geschichte der Neuroglia-Frage nur so viel hervorheben, als für einen Vergleich meiner Befunde mit denjenigen anderer Forscher erforderlich ist. Mein Thema werde ich übrigens so behandeln, dass ich erst eine specielle Beschreibung meiner Beobachtungen bei den verschiedenen Thierspecies gebe und dann in einem allgemeinen Theil die Betrachtungen darlege, zu denen diese Beobachtungen Anlass geben.

Specielle Beschreibungen.

Amphioxus.

Ich fange aus leicht einzusehenden Gründen den Bericht über meine Untersuchungen mit dem Stützgewebe des Amphioxus an. Gleichwie in anderen Fällen von schwer zu lösenden morphologischen Fragen, so bieten auch in der Frage von der Natur der Neuroglia die Verhältnisse bei diesem niederen Vertebraten dem Forscher viel Erklärendes dar.

Das Rückenmark des Amphioxus hat, wie bekannt, eine sehr charakteristische, in dem Querschnitt dreieckige Gestalt, mit der Basis ventral- und der abgerundeten Spitze dorsalwärts gerichtet und enthält einen spaltförmigen, nach unten erweiterten Centralkanal, der ringsum von den kleinen Ependymzellen begrenzt wird und die dorsalen $^2/_3$ des Querschnittes einnimmt. Der Centralkanal ist von der grauen Substanz umgeben, die sich ihrerseits von der weissen umlagert zeigt.

Das Stützgewebe des Rückenmarkes des Amphioxus ist vor allem von Fr. Nansen[1]) und Rohde[2]) untersucht worden. Die von ihnen angewandten Methoden waren hauptsächlich gewöhnliche Fixirungs- und Färbungsmethoden. Das ganze Stützgewebe

1) Bergen's Museums Aarsberetning, 1886.
2) Schneider's Zoolog. Beitr. Bd. 2, Breslau 1888.

wird von den Ependymzellen gebildet. Dieselben sind kleine, kegelförmige Elemente, die in einer einfachen Schicht den spaltförmigen Centralkanal bekleiden und an ihren äusseren Enden sich in Fasern verlängern, von denen die einen, unverästelt zu Bündeln zusammentretend, das Rückenmark bis an die Peripherie durchziehen, während die anderen ein feines Flechtwerk bilden, das die nervösen Elemente umhüllt. Eigentliche Gliazellen giebt es hier nicht.

Wenn man einen Schnitt des Rückenmarkes nach den von mir (S. 17) angegebenen Regeln behandelt, so erhält man ein ausserordentlich hübsches histologisches Bild (s. Fig. 1 u. 2). Auf hellem Grunde treten hier eine Menge von feinen, distinkten, intensiv blau, resp. schwarz gefärbten Fäden von eigenthümlicher starrer Form und charakteristischer Anordnung hervor, die mit dem allgemeinen Namen Stützfasern bezeichnet werden können. Die Färbung ist eine ganz specifische, denn wenn man die Schnitte genügend differencirt, ist, mit Ausnahme der genannten Fäden und der Kernkörperchen in den Schnitten, alles ungefärbt. Die Fäden lassen sich in zwei Kategorien scheiden. Einestheils sind sie nämlich von gröberem Kaliber und bilden gut markirte Bündel von regelmässigem Verlauf, die, in der grauen Substanz an dem Centralkanal ihren Ursprung nehmend, die weisse Substanz durchziehen. Ich werde diese Fasern Bündelfasern nennen. Anderentheils bilden die specifisch gefärbten Fäden ein diffuses Flechtwerk, sowohl um die Nervenzellen der grauen Substanz, wie auch in der weissen Substanz sich vertheilend. Ich werde diese Fasern Geflechtsfasern nennen.

Die erstgenannten Balken sind, was man besonders an den Frontalschnitten sehr schön studiren kann, regelmässig angeordnet. Die Fasern nehmen ihren Anfang am Centralkanal, konvergiren von hier und laufen zu einem kompakten Bündel zusammen, um sich dann, wieder divergirend, an der Grenze des Markes mit kleinen, ungefärbten kegelförmigen Füssen zu befestigen. Um über die Vertheilung dieser Balken, die nach der gewöhnlichen Terminologie Ependymbalken genannt werden können, Klarheit zu gewinnen, muss man sorgfältig sowohl Quer- wie Frontalschnitte durchmustern. Man findet dann, dass sich die Bündel in einem gewissen Abstand von einander befinden, aber

nicht alle regellos durch das Mark ziehen, sondern zum Theil in gewissen verticalen Ebenen liegen, wodurch regelmässige Ependymsepta von bestimmter Zahl gebildet werden. Diese Septa lassen sich am besten in den Frontalschnitten überblicken, wo man sie natürlich im Flächenbild zu sehen bekommt (Fig. 1). Die Ependymsepta lassen sich in laterale und ventrale scheiden. Jene — vier an jeder Seite — gehen direkt, oder es ziehen die am meisten ventral belegenen in sanftem, ventralwärts konkavem Bogen lateralwärts und inseriren sich an den lateralen Seiten des Markes. Diese gehen bogenförmig ventralwärts, um an der unteren Seite zu endigen. — Diese gesetzmässige Anordnung der Ependymbalken ist sehr wichtig. Sie findet sich, wie wir in dem Folgenden sehen werden, regelmässig bei den niederen Vertebraten.

Die Geflechtsfasern, zu deren Beschreibung ich jetzt übergehe, entspringen ebenfalls aus der grauen Substanz. Sie durchziehen in reichlicher Anzahl die graue und weisse Substanz, in jener die Nervenzellen mit lockerem Geflechtswerke umspinnend, in dieser in horizontaler, schräger oder longitudinaler Richtung zwischen den Nervenfasern verlaufend. Einige biegen an der Grenze gegen die weisse Substanz regelmässig dorsal resp. ventralwärts um, dadurch eine mächtige Schicht von sagittal verlaufenden Fasern bildend, von der sich sowohl gröbere Bündel abzweigen, wie einzelne Fasern in die weisse Substanz ausbiegen, um dort theils einen horizontalen oder schrägen Verlauf nach der Peripherie des Markes einzuschlagen, theils nach oben oder unten umzubiegen und in dieser Weise die gleichmässig über die weisse Substanz vertheilten, längsverlaufenden Fasern zu bilden, die nach längerem oder kürzerem Verlauf wieder rechtwinkelig oder schräg nach aussen ziehen, um, wie die übrigen, an der Peripherie des Markes zu endigen. Der Verlauf dieser Fasern ist also sehr komplicirt.

So viel über die Vertheilung der Stützfasern des Amphioxus-Markes. Die Frage, die uns natürlich ganz besonders interessirt, ist die von der Natur dieser Fasern, eine Frage, welche vor allem in folgender Weise formulirt werden muss: sind diese Fasern selbständige Bildungen oder stehen sie mit etwaigen cellulären Elementen des Markes in Verbindung? Eine nähere Untersuchung lehrt, dass das letztere der Fall ist. Alle die genannten

Fasern sind Ausläufer der am Centralkanal belegenen kleinen, kegelförmigen, ungefärbten Ependymzellkörper. Dies gilt sowohl von den Bündelfasern, wie den diffus in der weissen Substanz vertheilten. Die Ependymzellen, die bei Amphioxus in grosser Menge den spaltförmigen Centralkanal begrenzen und durch ihre kleinen Zellkörper charakterisirt sind, gehen in die gefärbten Ausläufer über. Hierbei ist besonders das Verhältniss zwischen dem kleinen, ungefärbten Zellkörper und dem gefärbten Ausläufer zu beachten. Dieses Verhältniss ist entweder das, dass der gefärbte Ausläufer sich direkt in den ungefärbten Zellkörper fortsetzt, oder dass er sich in zwei, drei oder mehrere Fibrillen theilt, die sich an der Peripherie des Zellkörpers fortsetzen (s. Fig. 3). Oft sieht man den Ausläufer, durch seine starke Färbung gekennzeichnet, an der Seite der Zelle bis zum Centralkanal verlaufen, um hier, etwas erweitert, zu endigen. In diesem Falle hängt der kleine ungefärbte Zellkörper dem obersten Theil der Ependymfaser sehr innig an. Aus ganz natürlichen Ursachen lassen sich nicht alle Glieder des oben beschriebenen Faser-Flechtwerkes, was man ja auf Grund ihres Verlaufes sehr leicht verstehen kann, bis zu ihren Ursprungszellen verfolgen; in jedem Schnitte sind aber solche Verbindungen und in so grosser Zahl zu sehen, dass sich der obige Satz von dem Zusammenhang zwischen den Zellen und den Ausläufern postuliren lässt.

Die jetzt mitgetheilten Befunde, die sich an meinen Präparaten machen liessen, stimmen in vielen und wichtigen Punkten mit den grundlegenden Untersuchungen von Rohde und Nansen überein. Ein Punkt mag jedoch besonders hervorgehoben werden, nämlich theils die Möglichkeit, mit meiner Methode ganz specifisch gefärbte Stützfasern im Amphioxus-Rückenmarke darstellen zu können, theils der charakteristische Zusammenhang, der zwischen diesen Ausläufern und den ungefärbten Zellkörpern besteht. Hierin begegnen wir einem Verhältniss, das für die ganze Neuroglia-Frage von grosser Bedeutung ist.

Der Frage, ob die Stützfasern des Rückenmarks des Amphioxus sich theilen oder bis an ihre Endigung ungetheilt verlaufen, habe ich grosse Aufmerksamkeit gewidmet, und ich bin

zu dem Schlusse gekommen, dass das letzte Alternativ das richtige ist. Bilder, wie die von Rohde in Fig. 25 seiner Arbeit mitgetheilten, wo man eine Menge von kleinen, kegelförmigen Zellen sieht, deren Ausläufer verästelt in die weisse Substanz ausstrahlt, habe ich nie gesehen. — Man könnte gegen den obigen Schluss einwenden, dass der Reichthum der Fasern des Markes — zusammengestellt mit dem Umstande, dass die Zellen nur an dem Centralkanal belegen sind — nur durch eine Theilung der Fasern erklärt werden kann. Diese Einwendung wird aber durch die Facta widerlegt, dass einestheils die kleinen Zellen in so grosser Anzahl vorhanden sind und anderentheils die Fasern eine grosse Länge und einen komplicirten Verlauf zeigen.

Von Nansen und auch von Rohde wird angegeben, dass die Stützfasern des Rückenmarks des Amphioxus bis in die dorsalen Nervenstämme verlaufen. Mit meiner Methode werden auch eine grosse Menge feine, blaue Fäden sichtbar, die von dem Marke in den Nervenstamm ausstrahlen. Nach meinen Präparaten zu urtheilen, kommen bei Amphioxus diese Fasern aber nicht von den am Centralkanal gelegenen Zellen. Sie entspringen vielmehr von einer Gruppe sehr kleiner, verzweigter Zellen, die an dem Ursprung des Nerves liegen und ihre gefärbten Ausläufer von den ungefärbten Zellkörpern sowohl in das Mark, wie in den Nervenstamm senden. Nach meiner Ansicht handelt es sich hier um typische Gliazellen (Fig. 4).

Am Anfange dieser Abhandlung habe ich näher angegeben, wie die Forscher, die mit der Golgi-Methode gearbeitet, die Ependym- und Gliabegriffe genauer bestimmt haben, indem sie das Ependym die einfache, ontogenetisch zuerst hervortretende Stützform des Centralnervensystems darstellen lassen, aus der sich die mehr komplicirten Gliazellen entwickeln. Die Ependymzellen ziehen einfach radiär zwischen dem Centralkanal und der Peripherie des Markes hin. Die eigentlichen Gliazellen treten aber zu den nervösen Elementen in innige Beziehung, indem sie einen das Neuropilem durchziehenden Gliafilz bilden. — In der neueren Literatur findet man nun beständig den Satz ausgesprochen, dass das Rückenmark des Amphioxus, was das Stützgewebe betrifft, ein sehr primitives Verhältniss darbiete, indem dieses Gewebe nur durch die Ependymzellen repräsentirt sei,

während eine eigentliche Glia in dem oben angegebenen Sinne fehle. Ich citire z. B. Lenhossék[1]): „Hochinteressant ist das Verhalten des Stützsystems im Rückenmark des Amphioxus. Wie zuerst Nansen und Rohde nachgewiesen haben, und wie ich es kürzlich mit der Golgi'schen Methode, wenn auch in fragmentarischer Weise, bestätigen konnte, wird das gesammte Stützgerüst durch die Ependymfasern, die sich radiär vom Centralkanal gegen die Oberfläche ausbreiten, dargestellt. Ich finde die Ependymfasern ziemlich derb und ungetheilt. Bei dem Mangel an eigentlichen Gliazellen sehen wir also bei Amphioxus den Zustand, der bei den Vertebraten die allerfrüheste Phase der Entwicklung darstellt, als dauernde Einrichtung realisirt. Auch v. Kölliker hat unlängst von den Stützzellen des Amphioxusrückenmarkes eine ähnliche Darstellung gegeben."

Eine solche Auffassung scheint mir nicht ganz richtig zu sein, denn sie richtet die Aufmerksamkeit nur auf die zierlichen Bündelfasern, lässt aber die quantitativ und qualitativ gleich wichtigen Geflechtfasern, die sowohl die Nervenzellen umspinnen, wie die weisse Substanz in verschiedener und oft sehr komplicirter Weise in grosser Menge durchziehen, ganz unberücksichtigt. Die Eigenthümlichkeit des Stützgewebes des Amphioxusrückenmarkes besteht daher nicht in dem alleinigen Vorhandensein von radiär verlaufenden Ependymzellen, sondern darin, dass die überwiegende Mehrzahl der Stützzellen ihre Zellkörper an dem Centralkanal haben; die von hier ausgehenden Ausläufer spielen eine doppelte Rolle, indem sie sich theils wie die Ependymzellen der höheren Vertebraten verhalten, theils die Rolle der „Glia" dieser Thiere spielen, insofern sie sich nämlich intim mit den nervösen Elementen der weissen und grauen Substanz vermischen.

Cyclostomen.

Bei diesen Thieren habe ich das Rückenmark von Myxine glutinosa untersucht. Die Stützsubstanz des Rückenmarks dieses Thieres hat eine gründliche Bearbeitung von Nansen[2]) und

1) Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschung. Berlin, 1895.

2) l. c.

Retzius[1]) erfahren und zwar vermittels der Golgi'schen Methode. Nansen findet um den Centralkanal Epithelzellen, deren Ausläufer sich sowohl ventral, wie dorsal zur Peripherie des Markes begeben. Auch die lateralen Ependymzellen senden Fortsätze in die graue Substanz hinein, wo er ihr Schicksal nicht eruiren konnte. Ausserhalb dieser den Centralkanal am nächsten begrenzenden Elemente giebt es andere Ependymzellen, die einestheils Ausläufer central zwischen die eben genannten Elemente hineinsenden, anderentheils nach der Peripherie schicken. Die graue Substanz enthält ausser diesen Ependymzellen auch eine Menge Gliazellen von typischem Aussehen. Von dem kleinen Zellkörper derselben entspringen zahlreiche Ausläufer, die überall von der grauen Substanz sowohl ventral, wie dorsal durch die weisse Substanz ausstrahlen, um in der peripheren Schicht des Markes zu endigen. Nansen betont besonders die Uebereinstimmung im Aussehen der Neuroglia und des Ependyms, die für den ectodermalen Ursprung der ersteren spricht.

Retzius bestätigt im Allgemeinen die Befunde Nansen's in Betreff des Stützgewebes von Myxine. Er liefert schöne Abbildungen von Gliazellen, deren kleiner Zellkörper in der grauen Substanz belegen ist, während die eigenthümlichen, straffen Ausläufer divergirend die weisse Substanz durchlaufen.

Mit der von mir angewandten Methode lässt sich das Stützgewebe des Rückenmarkes von Myxine ausserordentlich schön darstellen. Die Hauptbedingung hierfür ist eine genau ausgeführte Differenzirung, wo man dann Präparate erhält, die die Neurogliagewebe als intensiv blau, resp. schwarz gefärbte Züge hervortreten lassen, während die nervöse Substanz, mit Ausnahme einer sehr schwachen Kernfärbung, ganz hell erscheint. Man kann also hier im vollen Sinne des Wortes von einer Elektivfärbung der Neuroglia sprechen. Durch die jetzt berichteten Verhältnisse und den relativ einfachen Bau des Markes ist es nicht nur möglich, eine genaue Darstellung des rein histologischen Verhaltens der Neuroglia zu erhalten, sondern auch ihre Menge und topographische Vertheilung gründlich kennen zu lernen. In diesen beiden Hinsichten leistet die oben genannte Methode, wie ich unten näher darlegen werde, viel mehr als die Golgi'sche.

Um die folgenden Erörterungen unseres Themas verständ-

1) Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. 2.

lich machen zu können, muss ich erst an die allgemeinen Bauverhältnisse dieses Organs erinnern (s. Fig. 5). Das Rückenmark hat bekanntlich eine ausgesprochen platte oder bandartige Form und wird durch eine ventral einschneidende, längslaufende Furche in zwei symmetrische Seitenhälften getheilt. Dorsal entspricht eine schwache Erhebung der genannten ventralen Furche. Die centrale graue Masse hat im Ganzen dieselbe platte Form wie das Rückenmark und ist ringsum von weisser Substanz umschlossen. In der Mitte befindet sich ein Centralkanal mit regelmässig rundem Lumen, welcher Kanal dorsal unmittelbar an ein längsverlaufendes Gefäss grenzt.

Betrachtet man ein nach den oben angegebenen Regeln dargestelltes, gelungenes Präparat von einem Querschnitt des Rückenmarkes, so bemerkt man sofort eine ungeheure Menge von feinen, stark gefärbten Fasern von sehr charakteristischem Aussehen, die sowohl die weisse, wie die graue Substanz in verschiedenen Richtungen durchziehen (Fig. 5).

Das charakteristische Aussehen dieser Fasern rührt einestheils von ihrer eigentümlichen starren Form, anderentheils von ihrer ganz spezifischen Färbbarkeit her. Wenn man nämlich ein Präparat nach gut gelungener Färbung genügend differenzirt, erhält man nur die genannten Fasern nebst etwaigen Chromatinballen der Kerne gefärbt. Die Nervenzellen sowohl wie die Nervenfasern sind, wie oben schon genannt worden ist, ganz ungefärbt. Sie lassen sich jedoch in Folge ihrer guten Fixirung leicht als helle Bildungen verfolgen.

Auf Grund der genannten Merkmale zögere ich nicht, dieses Fasergewirr als typische Gliafasern aufzufassen. Das dichteste Gewirr der Fasern findet sich in der grauen Substanz. Dichte Züge von den eigenthümlichen Fasern umspinnen die Nervenzellen und ihre Ausläufer. Von der grauen strahlen die Gliafasern in die weisse Substanz hinein. Besonders die Gegend um den Centralkanal — die graue wie die weisse Substanz — zeichnet sich durch eine mächtige Gliaansammlung aus. Das Kaliber der Fasern wechselt sehr: die gröbsten finden sich unter den in die weisse Substanz ausstrahlenden, die feinsten an gewissen Stellen der grauen Substanz, wie unten näher beschrieben werden wird.

Ein genaues Studium des oben in seinen allgemeinen Zügen

skizzirten Gewebes lehrt, dass wir in ihm zwei verschiedene Elemente unterscheiden können, nämlich einestheils Ependymzellen, anderentheils Gliazellen, die zwar, wie ich hier näher beschreiben werde, eine prinzipielle Uebereinstimmung in der Struktur zeigen, aber sowohl durch ihre Form, wie durch ihre Lage deutlich von einander unterschieden werden können. Ich wende mich zuerst der Beschreibung des Ependyms zu.

In der Mitte des Markes von Myxine findet man in der Regel zwei von einander getrennte Lumina. Das ventrale Lumen von runder Form ist der Centralkanal, dessen Wand von den Ependymzellen gebildet wird. Das dorsale, etwas abgeplattete, ist von einer dünnen Wand begrenzt und muss als ein längsverlaufendes Gefäss — ob Blut- oder Lymphgefäss kann ich nicht sagen — betrachtet werden. Oft findet man auf beiden Seiten dieses Lumens zwei kleinere Lumina, die stellenweise mit ihm kommuniciren. Die Ependymzellen sind nicht gleichmässig um den Centralkanal geordnet. Sie sind vielmehr, wie die Fig. 9, 10 zeigt, bilateral symmetrisch geordnet, indem sowohl die dorsalen, wie die ventralen cylindrischen Zellen, statt in der Richtung der Radia, direkt lateralwärts verlaufen. Zwischen den nach rechts und links abweichenden dorsalen Zellen buchtet das obengenannte längsverlaufende Gefäss herein. Es scheint also, als ob die Ependymanordnung von der Abplattung des Markes in ihrer Stellung und Lage beeinflusst wird. Das Ependym wird von zwei Zellformen aufgebaut. Dem Lumen am nächsten befinden sich cylindrische Zellkörper, deren Kerne, die von ovaler Form sind, in derselben Höhe liegen. Der cylindrische Körper spitzt sich nach aussen zu und geht hier in einen Fortsatz über. Ausserhalb der jetzt beschriebenen Zellkörperreihe liegen andere Zellen mit runden Kernen und birnförmigen Körpern, welche Zellen zwischen den Cylinderzellen einen runden Fortsatz nach innen, zum Lumen des Centralkanales, senden, wo dieser Fortsatz in einer Platte endigt und dadurch an der Begrenzung des Lumens des Centralkanales Theil nimmt. Beide Arten von Ependymzellen verlängern sich und gehen in Ausläufer von charakteristischem Aussehen über. Diese Ausläufer zeichnen sich nämlich durch ihre starke Färbbarkeit aus, wodurch es möglich ist, sie lange Strecken, oft bis zu ihrer Endigung, zu verfolgen. Sie heben sich hierdurch sehr deutlich von dem ungefärbten Zell-

körper ab. Am Uebergang zwischen dem Ausläufer und dem Zellkörper hört entweder die Färbbarkeit in einem bestimmten Abstand vom Zellkörper scharf auf, oder es setzt sich der Ausläufer in zwei, drei oder mehrere, stark gefärbte Fibrillen fort, die in der Peripherie der Zelle verlaufen, um dann blind zu endigen (Fig. 10). Die Endigung der Ependymfasern geschieht dadurch, dass die Faser sich in einen Endkegel fortsetzt, der, ganz wie der Zellkörper, ungefärbt ist.

Um die Vertheilung der Ependymfasern verfolgen zu können, muss man sorgfältig in verschiedener Richtung durch das Mark gelegte Schnitte untersuchen. Man findet dann, dass diese Ausläufer das Mark nicht, wie man im Allgemeinen nach den Golgi-Bildern annehmen muss, diffus durchziehen, sondern zu Bündeln zusammentreten, die einen regelmässigen Verlauf und eine regelmässige Anordnung innerhalb des Markes zeigen. Nach ihrem Verlauf kann man ventrale, dorsale und laterale Ependymfasserbündel unterscheiden. Die ventralen Bündel entspringen in paarweiser Anordnung aus dem Ependym und ziehen dann regelmässig symmetrisch in sanftem Bogen nach hinten, um an der hinteren Fläche des Markes, in dem die Fasern, leicht divergirend, in konische Füsse übergehen, die, neben einandergestellt, an der Begrenzung des Markes Theil nehmen, zu endigen. Diese Bündel treten natürlich, wie z. B. Fig. 9 zeigt, am besten in Durchschnitten des Markes hervor.

Die lateralen Bündel entstehen, wie die ventralen, dadurch, dass aus einem gewissen Gebiet des Ependyms die Ausläufer der Zellen zu einem dichten Bündel zusammenlaufen, das dann in der Mitte des Markes ein Stück lateralwärts zieht. Von diesen Fasern erreicht wenigstens die Mehrzahl nicht die Peripherie des Markes. Zwar kann man beobachten, wie einige nach kurzem Verlaufe beinahe rechtwinkelig umbiegen, durch die weisse Substanz ziehen und die Oberfläche erreichen. Die meisten divergiren aber fächerförmig innerhalb der grauen Substanz und befestigen sich mit verbreiterten Füssen an einigen längsverlaufenden Gefässen, die nicht weit vom Centralkanal belegen sind. Die lateralen Bündel sind in Fig. 6 u. 7 im Längsdurchschnitt und in Fig. 8 im Querschnitt des Rückenmarkes dargestellt.

Die dorsalen Ependymfasern sind am schwersten zu verfolgen. Man muss zu diesem Zwecke sorgfältige Querschnitte

und Sagittalschnitte durchmustern. Es zeigt sich da, dass die Ependymfassern, die dorsal verlaufen, im Allgemeinen aus den ventralen Zellen entspringen und dann in sanftem Bogen dorsal ziehen, um einzeln in die weisse Substanz auszustrahlen. Die meisten verlaufen aber concentrisch um das dorsale Gefäss bis zum medianen und dorsalen Gliaseptum, wo sie einander durchkreuzen, um an der hinteren Peripherie zu endigen. Die Lage und das Aussehen der longitudinalen Bündel ist aus Fig. 7 ersichtlich. Wie diese Fasern endigen, ist nicht leicht zu erforschen. Das Einzige, was ich darüber mittheilen kann, ist das, dass einige Fasern rechtwinklig umbiegen und in die weisse und die graue Substanz ausstrahlen, um entweder an der Oberfläche, oder an den Gefässen des Markes zu endigen.

Die hier in ihren Einzelheiten beschriebenen Ependymfaserbündel zeigen eine typische Anordnung, in dem sie als paarweise, symmetrische oder alternirende Bildungen hervortreten. Die gewöhnlichste Reihenfolge, in der man sie bei genauer Durchmusterung der Schnittserien findet, ist die, dass erst die lateralen, dann die ventralen, hernach die dorsalen so wieder die lateralen Bündel u. s. w. kommen. Diese Anordnung ist die gewöhnliche, aber doch nicht die immer vorkommende, denn an anderen Stellen folgen auf die lateralen Bündel die ventralen, dann die dorsalen, hierauf die lateralen u. s. w. Wo in dieser Reihenfolge die longitudinalen Bündel eingeordnet werden sollen, lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Weiter muss hervorgehoben werden, dass sich zwar die meisten, aber doch nicht alle Ependymfasern in dieses Schema einordnen lassen. Einige Fasern strahlen nämlich einzeln in die graue Substanz hinein, um sich bald an einem nahe gelegenen Gefäss zu befestigen.

Die Ependymzellen von Myxine zeigen also mit denjenigen von Amphioxus nicht nur in struktureller Beziehung, sondern auch in Betreff ihrer Anordnung und Vertheilung eine Uebereinstimmung insofern, als sie das Mark nicht diffus durchziehen, sondern in typische Bündel mit regelmässigem Verlaufe und in gleichförmigen vertikalen Ebenen angeordnet sind. Das Aussehen des Centralkanales, seine Umgebung und die Vertheilung der Ependymfasern sind in der Litteratur nicht richtig dargestellt. Nansen zeichnet den Centralkanal als aus zwei mit einander zusammenhängenden Lumina,

einem dorsalen und einem ventralen, bestehend. Beide Lumina sind nach ihm ringsum von Ependymzellen umgeben. Man sieht demnach auf seinen Abbildungen nicht nur ventrale und laterale Ependymfasern, sondern auch eine grosse Menge dorsale, die ihre Ausläufer als ein mächtiges dorsales Septum nach der hinteren Peripherie senden. Wie aus dem hier Angeführten hervorgeht, stimmen meine Präparate nicht mit diesen Bildern überein. Das hintere der beiden Lumina in den Nansen'schen Bildern entspricht in meinen Präparaten einem quergetroffenen Gefäss mit selbständiger Wand, das parallel mit dem Centralkanal verläuft. In Zusammenhang hiermit will ich erwähnen, dass ich niemals die von Nansen dorsal von diesem Gefäss gezeichneten Ependymzellenkörper gesehen habe. Das obengenannte Gefäss ist freilich dorsal von einem dichten Ring von Neuroglia umrahmt, von dem ein schmales Septum von Gliafäden gebildet wird, das sich median und dorsal bis an die Peripherie des Markes erstreckt und in dem die dorsal ausstrahlenden Ependymfasern verlaufen, während die Zellkörper dieser Ependymzellen um den ventralen Theil des Centralkanals herum liegen.

Diese Verhältnisse des Ependyms kann man nur durch genaue Durchmusterung gelungener Präparate eruiren. Aber eine grössere Sorgfalt ist bei der Durchmusterung der Präparate erforderlich, wenn man von der eigentlichen Neuroglia ein richtiges Verständnis erhalten will. Dies gilt sowohl von den histologischen Verhältnissen, wie auch von der Anordnung und Vertheilung der Neuroglia. Ich fange mit den structurellen Verhältnissen an.

Beim ersten Anblicke tritt die Neuroglia als ein dichter Filz von feinen, stark gefärbten Fasern hervor. Der erste Eindruck, den man von ihr erhält, ist also ohne Zweifel der von ganz selbstständigen und freien Fasern. Dies ist namentlich nach starken Differenzirungen der Fall, wo sich die Fasern als ganz selbstständige, intensiv schwarze Gebilde von dem hellen Grunde abheben. Eine nähere Untersuchung lehrt aber bald, dass die Verhältnisse nicht so einfach sind. Es bedarf freilich keiner grossen Mühe, um sich davon zu überzeugen, dass ausser den Nervenzellen auch andere Zellen vorhanden sind, die zum Stützgewebe gehören. Diese Zellen zeichnen sich durch kleinere, stärker gefärbte Kerne von runder, ovaler oder eckiger Form aus, die von einem ungefärbten Zellkörper umgeben sind. Sie

liegen, dicht aneinander gedrängt, durch die ganze graue Substanz vertheilt. Bei sorgfältiger Untersuchung zeigt es sich, dass die gefärbten Fasern in ganz demselben Verhältniss zu den ungefärbten Neurogliazellenkörpern, wie die Ependymfasern zu den Ependymzellen stehen, d. h. dass sie entweder in einen kleinen, ungefärbten kegelförmigen Fortsatz auslaufen, der direkt in den Zellkörper übergeht, oder sich in feine Fibrillen auflösen, die in der Peripherie der Zellen, sich oft bogenförmig in einen der nächstliegenden Ausläufer fortsetzend, verlaufen. Am leichtesten lassen sich diese Beobachtungen an den Zellen machen, die sich in der Peripherie der grauen Substanz befinden. Aus natürlichen Gründen ist es unmöglich, jede Neurogliafaser in dieser Weise bis zu ihrer Zelle verfolgen zu können. Die grosse Menge, in der diese Fasern auftreten, der dichte Filz, den sie bilden, und die beträchtliche Länge, die sie haben, legen hierfür unüberwindliche Hindernisse in den Weg. Die jetzt im Allgemeinen beschriebenen Verhältnisse lassen sich am besten in den grauen Körnern des Markes verfolgen. Diese bestehen nämlich überwiegend aus Gliazellen. Die Zellen liegen hier dicht an einander gepresst, und die Verhältnisse, in denen die Zellkörper zu einander und zu den Ausläufern stehen, lassen sich hier in guten Präparaten und bei bedeutenden Vergrösserungen genau verfolgen. Es zeigt sich da, dass die Zellkörper sehr unregelmässig geformt sind. Neben kleineren von mehr rundlicher Form, die im allgemeinen in der Peripherie des Markes liegen, findet man grosse von unregelmässiger Form (Fig. 11). Diese Zellen sind, da sie sich merkwürdigerweise mit Methylenblau färben, in einzelnen Exemplaren schon von Retzius gefunden worden. Die Neurogliazellen sind sehr eckig und mit groben Stacheln und Firsten versehen. Mit diesen greifen die Nachbarzellen in einander. Dieses ist nicht zu vergessen, denn theils entspringen die gefärbten Ausläufer in charakteristischer Weise von diesen Ecken und Firsten, theils schmiegen die Ausläufer der Nachbarzellen dicht an den Thälern zwischen diesen Firsten hin, welche Verhältnisse leicht missgedeutet werden können, da es so aussieht, als ob die stark gefärbten Fasern den Leib der Zellen durchsetzten. Die Neurogliazellen liegen so dicht an einander, dass man hier sehr gut von einer epithelialen Anordnung sprechen kann.

Dass die Verhältnisse in den lockeren Gliafilzen so vorliegen, wie sie jetzt beschrieben worden sind, davon kann man sich verhältnissmässig leicht überzeugen.

In den dichteren Gliaanhäufungen lässt sich dieses nicht so leicht eruiren. Ein genaues Studium lehrt aber, dass es sich überall um dieselben principiellen und strukturellen Verhältnisse handelt; nur in den Einzelnheiten können Verschiedenheiten herrschen. Die longitudinalen Bündel in der Nähe des Centralkanales werden nebst den Ependymfasern von langgezogenen Gliazellen aufgebaut, von deren Polen die gefärbten Ausläufer ausgehen. Hier begegnet man Zellen, deren Ausläufer sich auch an dem Zellkörper in Fibrillen auflöst, die in der Peripherie verlaufen. Von diesen kann die eine Fibrille die anderen an Mächtigkeit übertreffen und dann oft als ein von dem anderen Pole ausgehender Ausläufer weiter verlaufen. Dadurch kann es den Anschein gewinnen, als ob der ungefärbte Zellkörper an einer gefärbten Faser hinge.

Ausserhalb dieser longitudinalen Züge liegen symmetrisch auf beiden Seiten des Centralkanales eigenthümliche nur Glia enthaltende Gebiete, deren Gewebe sich durch helle, regelmässige Lücken auszeichnet. Bei schwacher Vergrösserung sieht es aus, als beständen die Balken zwischen diesen hellen Lücken durch und durch aus selbstständigen Fasern und freien Kernen. Wenn man aber bei stärkerer Vergrösserung untersucht, so findet man, dass es sich hier, ganz wie in den übrigen Fällen, um ungefärbte Zellkörper und gefärbte Ausläufer handelt. Die Sache ist aber hiermit nicht abgemacht. Es zeigen sich auch Strukturverhältnisse, die nicht stillschweigend übergangen werden können. In den dichteren Gliaanhäufungen sieht man nämlich grosse Gliazellen, in deren Peripherie sich schwarze Punkte finden. Es sind diese Punkte natürlicherweise quergetroffene Gliafasern. In vielen Fällen erhält man Bilder, die sich beim ersten Anblick kaum anders deuten lassen, als dass diese quergetroffenen Fasern in dem Innern der Zellen belegen sind. Man findet nämlich solche Bildungen in unmittelbarer Nähe des Kerns. Es würde sich also hier um Fasern handeln, die, quer durch den Zellkörper, von dem einen Ausläufer zu dem anderen verlaufen. Die wirkliche Natur dieser Bildungen zu erklären hat mir viel Mühe gekostet. Ich bin jedoch bei ihrer Beurtheilung zu einer ganz be-

stimmten Auffassung gelangt. Um zu der richtigen Deutung kommen zu können, muss man Präparate untersuchen, wo die Zellkörper deutlich hervortreten. In den stark differenzirten Präparaten, wo die Gliafasern auf hellem Grunde am schönsten hervortreten, lässt sich dies nicht thun. Die Zellkörper sind nämlich hier ungefärbt und deshalb ganz hell und kaum sichtbar. Ich habe nun versucht, die Zellkörper in solchen Präparaten mit verschiedenen Protoplasmafärbungsmitteln — Eosin, Rubin, Orange — in distinkter Weise gefärbt zu erhalten, aber nicht mit dem gewünschten Erfolg. Die nervösen Bestandtheile der Schnitte nehmen oft so viel Farbe auf, dass die Strukturverhältnisse, die uns besonders interessiren, verwischt werden und nicht mit der genügenden Deutlichkeit hervortreten. Das beste Verfahren, um die Zellkörper in hervortretender Weise gefärbt zu bekommen, besteht daher darin, dass man die Differenzirung frühzeitig abbricht. Bei diesem Verfahren erhält man die Gliafasern sehr stark gefärbt und die Zellkörper so hervortretend, dass man ihre Umrisse hinreichend genau erkennen kann. Wenn man solche Bilder näher untersucht, sieht man deutlich, dass die Schlüsse, nach denen die Fasern innerhalb des Zellleibes liegen, falsch sind und auf Trugbildern beruhen. Sobald die Zellengrenzen deutlich hervortreten, kann man, namentlich wenn man auf die oben besprochenen eigenthümlichen Formenverhältnisse der Gliazellen genügend Rücksicht nimmt, feststellen, dass die genannten Querschnitte der Fasern ausserhalb der Zellkörper belegen sind und Ausläufer der Nachbarzellen repräsentiren, die sich in den Thälern zwischen den Zellfirsten dicht an die Peripherie der Zellen anschmiegen und, solchergestalt quer durchschnitten, den Anschein wecken, als ob sie in den Zellen selbst belegen wären.

So viel über den Anfang der Neurogliafasern. Was die Endigung derselben betrifft, so kann man, wenn man die starren Ausläufer verfolgt, die wahre Endigung vieler dieser Fasern finden. Am leichtesten ist dieses bei den durch die weisse Substanz ausstrahlenden. Sie endigen, ganz wie die Ependymfasern, an der Peripherie des Markes mit kleinen, ungefärbten Füssen, die, dicht an einandergestellt, eine geschlossene Grenzschicht gegen die Pia bilden. Solche Endigungen findet man auch in dem Innern des Markes, indem die kleinen Füsschen der Gliafasern sich an den hier vorhandenen Gefässen befestigen. Aus diesen sich regel-

mässig zeigenden Bildern der Endigungsweise einer Menge in jedem Schnitte verfolgbarer Gliafasern kann man wohl mit Recht schliessen, dass alle Gliafasern in der gleichen Weise mit ungefärbten kegelförmigen Füssen an der Peripherie oder an den Gefässen endigen. Die jetzt behandelte Frage von der Endigungsweise der Neurogliafasern ist von grosser principieller Bedeutung, besonders in Hinsicht auf die Funktion der Glia. Die allgemein angenommene Ansicht ist ja die, dass die Gliafasern mit freien Spitzen endigen. Natürlicherweise finde ich in meinen Präparaten auch eine ungeheure Menge solcher freien Spitzen, welche ich aber als abgeschnittene Fasern betrachte, daher ich aus dem obengenannten Satz schliesse, dass alle Fasern mit ungefärbten kegelförmigen Füssen aufhören. Es ist natürlich unmöglich, eine solche Annahme stricte zu beweisen. Ich sehe aber vorläufig gar keine Veranlassung, zwei Arten von Zellausläufern anzunehmen, von denen die einen in der jetzt genannten Weise, die anderen spitzig endigen.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der Anordnung und Vertheilung der Neuroglia. Hierbei ist erstens zu bemerken, dass eine gelungene Färbung der Neuroglia bei Myxine, nach der obengenannten Verfahrungsweise erhalten, auch eine vollständige ist. Dieses lässt sich theils aus den ganz gleichmässigen Bildern, die man bei den speciellen Versuchen regelmässig erhält, theils aus der grossen Menge von Gliafasern schliessen, die die Präparate enthalten.

Was die Vertheilung der Neuroglia bei Myxine im Allgemeinen betrifft, so kann ich ganz in das einstimmen, was Weigert von seinen Gliapräparaten auf S. 145 seines Werkes sagt. Einestheils wirken die Präparate durch ihre Schönheit auf den Beobachter sehr anziehend, anderentheils ist es unmöglich, eine ganz zutreffende und eingehende Beschreibung des sehr verwickelten Baues der Neuroglia zu geben. Vielleicht wird es jedoch dem Leser gelingen, mit Hülfe der Zeichnungen eine, wenn auch nur unvollständige, Vorstellung von unserem Thema zu gewinnen.

Wenden wir uns bei unserer Beschreibung der weissen Substanz zu, so ist zuerst zu betonen, dass die zahlreichen Gliafasern, die diese Substanz durchziehen, einer zweifachen Quelle entstammen, indem der grösste Theil derselben von der grauen Substanz ausstrahlt, ein Theil aber Ausläufer selbständiger,

in der weissen Substanz belegener Zellen ist. Wenn man nämlich vollständige Sagittalschnittserien durchmustert, findet man in der weissen Substanz kleine Inseln von dicht an einander liegenden Gliazellen, die in struktureller Hinsicht ganz mit den Gliazellen der grauen Substanz übereinstimmen. Von diesen Zellen entspringen hauptsächlich longitudinal verlaufende Gliafasern.

Die Vertheilung der Gliafasern in der weissen Substanz ist keine gleichmässige. In grösserer Menge als in dem übrigen Theil der weissen Substanz treten die Gliafasern theils in dem Septum mediale dorsale, theils in der Gegend ventral von dem Centralkanal auf. Unter dem Namen Septum mediale dorsale verstehe ich eine schmale, aber dichte Anhäufung von Gliafasern, die sich in der Mitte des Markes in der Sagittalebene befindet und sich sowohl in Quer-, wie in Frontalschnitten sehr deutlich von der Umgebung unterscheidet und in dem äusseren Relief der dorsalen Längsfirste entspricht. Die eigentliche Natur dieses Septums tritt aber erst in genau gelegten Sagittalschnitten hervor, weil man in diesen ein Flächenbild von ihm erhält. In einem solchen Bilde sieht man, dass es aus zwei Bestandtheilen zusammengesetzt ist, nämlich theils aus den schon beschriebenen dorsalen Ependymfasern, die sich hier in der Sagittalebene regelmässig kreuzen, und theils aus feinen Gliafasern, von denen sich die Ependymfasern durch ihr gröberes Kaliber deutlich unterscheiden. Die Gliafasern gehen zum grössten Theil als sanft ausbiegende Fasern von den später zu beschreibenden, in der grauen Substanz belegenen Longitudinalbündeln aus.

Besondere Beachtung verdient, wie schon gesagt worden ist, das hinter dem Centralkanal zwischen den Ependymsepta belegene Gebiet. Schon in dem Querschnitte zieht dieses Gebiet durch einen dichteren Filz von Gliafasern die Aufmerksamkeit auf sich. Von der grauen Substanz auf den beiden Seiten des Centralkanales entspringend, ziehen mächtige horizontale Züge nach hinten und medianwärts, um an der genannten Stelle eine sehr innige Durchkreuzung durchzumachen. Man kann also hier von einem Spongiopilem sprechen. Die Eigenthümlichkeiten dieses Spongiopilems treten aber noch deutlicher in gelungenen Frontalschnitten hervor. Man sieht nämlich in solchen, dass diese Stelle auch der Platz einer reichlichen Nervenausbreitung

ist. Von den Fasern der naheliegenden weissen Substanz gehen nämlich Abzweigungen aus, die sich einerseits in diesem Gebiet kreuzen, um an die andere Seite hinüber zu gehen, wo sie wieder einen longitudinalen Verlauf einschlagen, anderentheils sich in einen sehr dichten Filz von feinen Nervenfasern zersplittern, die überall durch das Neurogliagerüst von einander getrennt sind. Das dichte Spongiopilem nimmt also in seinen Maschen ein Neuropilem auf.

Die Anordnung der Neurogliafasern in dem übrigen Theil der weissen Substanz, wo die Verhältnisse einheitlicher sind, ist aus Fig. 14, die einen Sagittalschnitt darstellt, deutlich ersichtlich. Man kann hier horizontale, schräge und vertikal verlaufende Fasern unterscheiden. Die zweifache Ursprungsquelle dieser Fasern theils aus der grauen Substanz, theils aus den in der weissen Substanz gelegenen Gliazellen habe ich schon besprochen. Was die Endigungsweise derselben betrifft, so ist leicht festzustellen, dass die queren und schrägen Fasern mit ihren farblosen kegelförmigen Füssen in bereits beschriebener Weise an der Peripherie des Markes endigen. Schwieriger ist es, das Schicksal der longitudinalen Fasern zu eruiren. Bei aufmerksamer Untersuchung kann man jedoch in jedem Schnitt theils unter rechtem, theils unter schrägem Winkel umbiegende longitudinale Fasern sehen, die horizontal oder schräg verlaufen und sich an der Peripherie des Markes befestigen.

Für die Architektur des Markes sind ohne Zweifel die horizontalen Fasern von der grössten Bedeutung. Bei genau gelegten, gut gefärbten Frontal- und Sagittalschnitten durch den peripherischen Teil der weissen Substanz erhält man nämlich ein sehr zierliches Bild. Zwischen den longitudinalen Nervenfasern finden sich regelmässige Septa von dicht an einander geordneten, querdurchschnittenen Gliafasern.

In der grauen Substanz ist der Filz der Gliafasern sehr mächtig. Diese Fasern sind hier vor allem in zwei Richtungen angeordnet, nämlich vertikal und horizontalfrontal. Die in vertikaler Richtung angeordneten sind mächtig um die Centralbildungen entwickelt, indem man hier querdurchschnittene, in einem halbringförmigen Gebiet rund um das dorsale Längsgefäss antrifft (Fig. 9). Noch deutlicher treten sie in Sagittalschnitten hervor (Fig. 14), wo man findet, dass sie die ihnen zugehörenden Fasern

von in ihnen liegenden Neurogliazellen erhalten. Weiter sieht man in der ganzen Ausdehnung des Markes die longitudinalen Fasern umbiegen, um als mächtige, transversale Züge sowohl ventralwärts, wie dorsalwärts zu verlaufen. Diese Züge finden wir mit der grössten Leichtigkeit in dem Querschnitt wieder, wo sie die Centralbildungen ringförmig umgeben und von uns schon berücksichtigt worden sind. Die Fasern der dorsalen Züge nehmen an der Bildung des dorsalen medialen Septums Theil, während die ventralen in die hintere Kreuzungszone übergehen.

Es ist aber nicht nur das Centrum der grauen Substanz, wo sich die longitudinalen Gliabündel befinden. Man findet sie nämlich durch die ganze graue Substanz zerstreut, und sie treten besonders deutlich in den Sagittalschnitten hervor. Hier sieht man auch regelmässige Umbiegungen der dann in die weisse Substanz austrahlenden Fasern.

Die transversalen Gliafasern der grauen Substanz befinden sich vor allem in der Peripherie derselben, an der Grenze gegen die weisse Substanz. Sie treten am deutlichsten in den Frontalschnitten hervor (Fig. 12). Ausser diesen regelmässigen longitudinalen und horizontalen Zügen von Gliafasern giebt es hier auch solche Züge von mehr unregelmässigem Verlaufe, die, wie Fig. 13 es zeigt, die Nervenzellenkörper umspinnen, um dann, den Dendriten folgend, in die graue und weisse Substanz auszustrahlen.

In dem Vorhergehenden habe ich die Verhältnisse der Gliafasern im Rückenmark von Myxine in ihren allgemeinen Zügen skizzirt. Dieselben scheinen mir auch von allgemeinerem Gesichtspunkte nicht ohne Interesse zu sein. Einerseits erstaunt man über die kolossale Menge dieses Stützgewebes, andererseits liegen aber die Verhältnisse so rein und klar da, dass man sowohl über seine Struktur, wie über seine Anordnung beachtenswerthe Aufschlüsse erhalten kann. In jener Hinsicht liegt ein rein celluläres Gewebe vor, dessen Zellen durch die Färbbarkeit ihrer langen Ausläufer charakterisirt sind und an gewiessen Stellen — ich erinnere hier an die Spitzen der grauen Substanz und die in der weissen Substanz liegenden kleinen Inseln von Neurogliazellen — eine deutliche epitheliale Anordnung zeigen. Die Ependymzellen und die Gliafasern sind prinzipiell ganz gleichartig.

Nur durch die Form der Zellen und die Zahl der Ausläufer unterscheiden sich diese Zellen von einander. Auch in Hinsicht auf die Form finden sich, da in der Nähe des Centralkanales bipolare Stützzellen gefunden werden, deren beide Ausläufer sich ganz wie diejenigen der Ependymzellen verhalten, Uebergänge zwischen den Ependym- und den Gliazellen.

Die hier dargelegten Befunde in Betreff der Anordnung und Vertheilung der Neuroglia sind kein Erzeugniss der Phantasie. Sie gehen, wie die Figuren deutlich zeigen, aus einem genauen Studium der Präparate hervor.

Je eingehender man die Präparate studirt, desto mehr fühlt man sich davon überzeugt, dass sich in der Anordnung eine immer wiederkehrende Regelmässigkeit kund gibt. Welche Faktoren für das Zustandekommen dieser gesetzmässigen Anordnung bestimmend sind, lässt sich natürlich nicht so leicht aus den fertigen anatomischen Verhältnissen herleiten. Um einen tieferen Einblick erhalten zu können, ist für das erste ein sorgfältiges Studium der ontogenetischen Entwicklung des Stützgerüstes des Rückenmarks erforderlich, welches Studium aber bei Myxine aus leicht begreiflichen Gründen leider unmöglich ist. Ich kann gleichwohl dieses Kapitel nicht verlassen, ohne auf ein Verhältniss hinzuweisen, das nicht ohne Interesse ist. Dieses ist die überraschende Uebereinstimmung in der Anordnung, die sich zwischen den Gliaelementen und den nervösen Elementen kund giebt. Hierbei muss ich an die allgemeine Anordnung der Nervenelemente erinnern, wobei ich der Darstellung von Retzius[1]) folge. Aus seiner Beschreibung von Methylenblau-Präparaten, die in Distinktheit und Schönheit nichts zu wünschen übrig lassen, geht hervor, dass die Nervenelemente in dem platten Organe eine ziemlich regelmässige Anordnung darbieten. Die Ganglienzellen sind meistens oval oder spindelförmig oder bipolar und transversal gestellt und senden den einen Fortsatz medianwärts, den anderen nach dem äusseren Rande des Markes hin. Hierdurch entsteht im Ganzen eine transversale Anordnung der Ganglienzellen. Ein Theil der Ausläufer ziehen divergirend durch die weisse Substanz nach aussen. Auch giebt es Zellen, deren horizontaler

1) Biologische Untersuchungen Bd. 2. 1891.

Ausläufer umbiegt und einen longitudinalen Verlauf einschlägt, um dann wieder umzubiegen und horizontal nach aussen zu ziehen. In dem Text habe ich in Fig. I die Fig. 1 und 2 der Taf. XVI des Retzius'schen Werkes wiedergegeben. Dieselben zeigen bei a die transversale Anordnung der Ganglienzellen, bei B die longitudinalen Nervenfortsätze, die in die horizontalen umbiegen. Schliesslich zeigt die Fig. die Durchkreuzung der Nervenfasern in der hinteren Commissur des Markes.

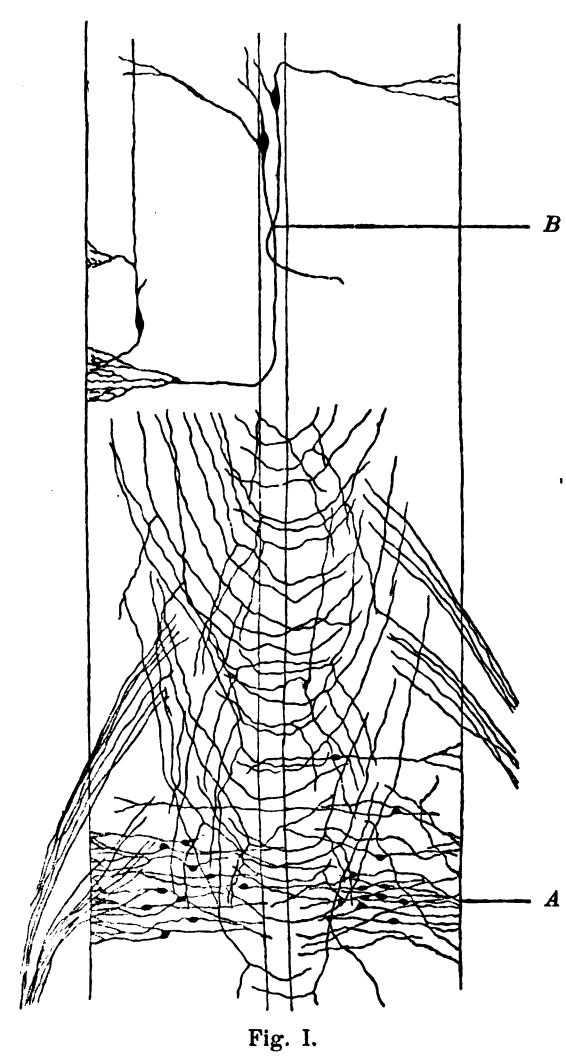


Fig. I.

Wenn man diese Anordnung der Nervenelemente mit derjenigen der Gliaelemente, wie sie aus meinen Figuren hervorgeht, vergleicht, so findet man, dass die longitudinalen Gliabündel, die horizontal in die weisse Substanz umbiegen (Figur 14), den Nervenelementen A und die transversale Anordnung der Glia in Fig. 12 völlig der transversalen Anordnung B in der Textfigur entspricht. Die Durchflechtung der Nervenfasern in der hinteren Querkommissur entspricht der Querdurchkreuzung der Gliafasern, wie ein Vergleich zwischen meiner Figur 9 und der Textfigur deutlich zeigt. Weiter sieht

man ja deutlich, dass die Protoplasmafortsätze, die in der weissen Substanz divergiren, immer von vielen Gliafasern begleitet sind und von ihnen umhüllt werden. Diese Uebereinstimmung in dem Verlaufe der Nervenfasern und der Gliafasern tritt besonders in den Sagittalschnitten deutlich hervor. Hier kann man nämlich in den äusseren Hörnern der grauen Substanz inmitten den hier hauptsächlich transversal verlaufenden Nervenfasern resp. Gliafasern kleine Bündel von longitudinalen Fasern erhalten, welche von einigen ungefärbten Nervenfasern begleitet sind.

Selachier.

Ueber die Neuroglia der Selachier finde ich in der Literatur nur wenige Angaben.

Lenhossék[1]) untersuchte mit der Golgi'schen Methode das Rückenmark bei Acanthias, Scyllium und Raja. Bei Acanthias fand er in der grauen Substanz Astrocyten von eigenthümlichem Habitus. Von den kleinen Körpern gehen lange, starre, allseitig ausstrahlende Aeste aus, die nicht ganz bis zur Oberfläche hinausdringen, sondern schon in deren Nähe, unterhalb des hier mächtig entwickelten Dendritengeflechtes, ihr Ende finden. Bei Pristurusembryonen fand er auch solche Zellen, deren Ausläufer sich aber bis an die Oberfläche erstreckten, wo sie mit einer kolbigen Verdickung endigten.

Vollständigere Angaben findet man bei Retzius[2]), der mittels des Golgi'schen Verfahrens das Rückenmark bei Embryonen und Fötus von Acanthias untersucht hat. Beim 3 cm langen Embryo fand er Ependymzellen, die in typischer Weise den ganzen Rückenmarksquerschnitt durchziehen und dasselbe Aussehen wie bei den Reptilien und Vögeln zeigen. Bei Fötus von 25 cm Länge fand er das bemerkenswerthe Factum, dass die Ependymzellen, wie beim Menschen und bei den Säugethieren, in einem reducirten Zustande vorhanden sind. „Einzelne Ependymzellen lassen sich zwar vom Centralkanal weit durch die graue und die weisse Substanz hinaus verfolgen. Die meisten sind aber knotig und winklig umgebogen und endigen, oft mit umgebogenem Ende, hier und da in der grauen Substanz. Nur diejenigen, welche in das sog. hintere Septum, und diejenigen,

1) Das Nervensystem im Lichte neuester Forschungen. Berlin, 1895.

2) Biologische Untersuchungen Bd. V. 1895.

welche gegen die vordere Fissur hinziehen, sind gestreckt und lassen sich bis an die Oberfläche gut verfolgen." Weiter findet er Uebergangsformen zwischen den Ependymzellen und den eigentlichen Gliazellen. Diese Uebergangsformen sind denselben Bildungen bei den höheren Thieren ähnlich. — Beim Acanthiasfötus von 25 cm hat er auch die typischen Gliazellen gefunden. Zwei Formen dieser Zellen finden sich von ihm beschrieben, nämlich typische Langstrahler, mit dem kleinen Zellkörper in der grauen und den langen, unverzweigten Ausläufern in allen Richtungen in der weissen Substanz ausstrahlend, und Zellen, die in der Peripherie der grauen Substanz liegen und ihre Ausläufer einseitig in die weisse Substanz hineinsenden, um hier nach wiederholter Theilung an der Oberfläche des Markes zu endigen.

Von den Selachiern habe ich mit meinem Verfahren das Rückenmark von Acanthias vulgaris untersucht. Diese Untersuchung war eine der ersten der von mir im Sommer 1897 ausgeführten. Da ich damals die Methode noch nicht näher geprüft hatte, habe ich das Material von Embryonen von 3, 5 und 25 cm Länge nebst dem Rückenmark des ausgewachsenen Thieres in verschiedene Fixirungsflüssigkeiten gelegt. Von allem diesem Material ist es mir nur gelungen, von dem Rückenmark des 25 cm langen Fötus befriedigende Bilder zu erhalten. Trotz diesem geringen Material, das natürlicherweise noch lange nicht genügt, um eine eingehende und genaue Darstellung der Neuroglia des Rückenmarkes der Selachier liefern zu können, zögere ich nicht, hier die Ergebnisse meiner Untersuchung darzulegen, da sie, namentlich in histologischer Hinsicht, nicht ohne Interesse sind.

Wenn man einen gut gelungenen Querschnitt des Selachier-Rückenmarkes vor sich hat, zeigen sich die Verhältnisse, wie aus Fig. 15 ersichtlich ist, bei 265-maliger Vergrösserung in folgender Weise. Der Centralkanal ist von einer Schicht cylindrischer Zellen umgeben, die sich mehreren Reihen von kleinen ovalen oder runden Zellen dicht anschliessen. Solche Zellen finden sich in reicher Menge auch in der grauen und, ungefähr gleichmässig vertheilt, in der weissen Substanz. Ausser diesen findet man auch andere von gröberem Kaliber und geringerer Färbbarkeit, die den nervösen Elementen angehören. Was aber das Auge besonders fesselt, das ist eine ungeheure Menge feiner,

blauer Fäden von gleichförmigem Kaliber, die in der grauen Substanz einen dichten, mehr unregelmässig Filz bilden, in der weissen aber mehr regelmässig radienförmig verlaufen, um an der Peripherie des Markes zu endigen.

Die das Lumen des Centralkanales begrenzenden Ependymzellen ermangeln der für Amphioxus und Myxine so charakteristischen Ausläufer. Wenigstens habe ich bei den Selachiern solche Ausläufer weder in den Quer-, noch in den Längsschnitten gefunden, was mich, wenn ich bedenke, wie deutlich und leicht die Ependymfasern bei den übrigen von mir untersuchten Vertebraten zu beobachten sind, veranlasst, die obige Ansicht auszusprechen.

In der grauen Substanz findet sich, wie schon angegeben worden ist, ein dichter Filz in verschiedener Richtung verlaufender Gliafasern. Fig. 16 zeigt die graue Substanz bei stärkerer Vergrösserung, und man sieht hier, dass die Fasern gefärbte Ausläufer der ungefärbten Zellkörper sind. Das Verhältniss gestaltet sich dreifach. Entweder erhält (Fig. 16a, Fig. 20) der Ausläufer erst in einem gewissen Abstand von dem eigentlichen Zellkörper die Färbbarkeit, oder es ist der Ausläufer gerade in der Peripherie des Zellkörpers belegen, um sich als Ausläufer an der anderen Seite der Zelle fortzusetzen (Fig. 19), oder auch löst sich der Zellausläufer in feine Fibrillen auf (Fig. 19), die an der Peripherie der Zelle verlaufend, oft auch in die Nachbarausläufer umbiegen.

Von der grauen Substanz ziehen die Ausläufer in die weisse hinein, wo sie überwiegend horizontal nach der Peripherie des Markes gehen. So kann man in günstigen Fällen eine Faser von ihrem Ursprung an einer Zelle in der grauen Substanz die lange Strecke durch die weisse Substanz bis an die Peripherie verfolgen. Hier endigen die Fasern in charakteristischer Weise, indem sie in kleine Endkegel übergehen, die, dicht aneinandergestellt, eine zusammenhängende Ora limitans als abschliessende Grenzscheide des Rückenmarks bilden. Die Endkegel bleiben bei passender Differenzirung ungefärbt. Die Fasern stehen zu ihnen in ganz demselben Verhältniss wie zu dem Zellkörper, indem entweder die Färbbarkeit scharf aufhört, oder der gefärbte Ausläufer sich in feine Fibrillen auflöst, die an der Peripherie der Kegel verlaufen (Fig. 17). Die Gliafasern verlaufen nicht alle

in horizontaler Richtung durch die weisse Substanz. Längsschnitte lehren nämlich, dass dieses wohl die überwiegende Mehrzahl thut; einige verlaufen aber schräg, und andere zeichnen sich durch einen longitudinalen Verlauf aus. Die durch die weisse Substanz verlaufenden Fasern — die queren sowohl wie die schrägen und die longitudinalen — entspringen nicht alle in der grauen Substanz. Die zahlreichen Kerne in der weissen Substanz gehören nämlich den Gliazellen an, die sich in Betreff der Ausläufer wie die Zellen der grauen Substanz verhalten. Eine grosse Menge von diesen Gliazellen ermangeln aber der Ausläufer gänzlich. Theilungen der Gliafasern, wie Fig. 18 zeigt, kommen in der Nähe von Zellen vor, doch nicht besonders oft. Schliesslich findet man (Fig. 17) in den Querschnitten hakenförmig umgebogene Fasern, mit der Umbiegungsstelle des Hakens theils central-, theils peripheriewärts gerichtet. Wie diese Bilder zu deuten sind, kann ich nicht sagen. Wenn ich das jetzt Mitgetheilte rekapitulire, so habe ich also gefunden, dass das Stützgewebe in diesem Stadium nur aus gut charakterisirten Gliazellen besteht. Dieselben besitzen einen kleinern Zellkörper und ungewöhnlich lange, in Folge ihres starren Aussehens sehr charakteristische Ausläufer.

Das jetzt Mitgetheilte betrifft natürlich nur ein Stadium in der Entwicklung des Stützwerkes des Rückenmarkes der Selachier. Ohne Zweifel sind die Verhältnisse in dem ausgebildeten Rückenmarke noch verwickelter. Dass ich meine Befunde trotz der grossen Unvollständigkeit des Materiales mittheile, hat seinen Grund in der so ausserordentlich schön ausgefallenen Färbung der Neurogliaelemente. Ich glaube auch, dass die Färbung für dieses Stadium eine vollständige gewesen ist.

In histologischer Hinsicht sind die Präparate dieses Selachier-Fötus sehr lehrreich. Denn die Verhältnisse der Gliafasern zu den Zellen treten hier, wie die Figuren zeigen, ausserordentlich schön hervor.

Schliesslich ist zu bemerken, dass die Zellen, die Lenhossék und Retzius mit der Golgi'schen Methode im Rückenmarke der Selachier dargestellt haben, ganz mit den von mir im Vorhergehenden beschriebenen identisch sind. Die Grösse und Form der Zellkörper, die eigenthümlichen starren Ausläufer mit ihrem geraden Verlaufe sind völlig übereinstimmende Kennzeichen. Das Kaliber ist, wie ich durch Vergleichung meiner Präparate mit

den vorzüglichen Golgi-Präparaten, die mir von dem Herrn Professor Retzius gütigst aus seiner Sammlung zur Verfügung gestellt worden sind, gefunden habe, ganz dasselbe.

Ein Punkt in dem mitgetheilten Befunde, der nothwendig einer Erklärung bedarf, ist das Fehlen der bei Amphioxus und Myxine in diesem Stadium der Entwicklung so deutlichen Ependymfasern. In diesem Punkte stimmen meine Erfahrungen mit den von Retzius überein.

Teleostier.

Für die Untersuchung des Rückenmarkes der Teleostier ist von den neueren Methoden nur die Golgi'sche angewendet worden.

Die Ependymelemente des Markes junger Lachse sind mittelst dieser Methode sehr schön von Retzius[1]) in der Gestalt von robusten buschigen Zellelementen dargestellt worden, deren Kerne in der Nähe des Markes liegen, während die langen Ausläufer das Mark durchziehen und ein eigenthümliches pelziges Aussehen zeigen, ja sogar mit ausserordentlich zahlreichen feinen Aestchen versehen sind. Wenn man die schönen Abbildungen, welche die Retzius'sche Abhandlung über die Neuroglia illustriren, betrachtet, findet man, dass die genannten Elemente ein Charakteristikum des Teleostier-Rückenmarkes bilden, indem sie sich durch ihre Form von den Ependymzellen der anderen untersuchten Vertebraten unterscheiden.

Eine sehr gründliche Bearbeitung des Stützgewebes des Teleostier-Rückenmarkes mit der Golgi'schen Methode ist von Kolster[2]) geliefert worden. Das Vorhandensein der von Retzius gefundenen Ependymzellen wird bestätigt. Dazu findet er Ependymzellen von einem anderen Aussehen. Statt des Moosbelages, der die Retzius'schen Zellen charakterisirt, gehen von den Ependymfasern feine, glatte Aeste aus, die nach kürzerem oder längerem Verlauf endigen. Namentlich sind die Untersuchungen von Kolster deshalb von Interesse, weil sie auch die Verhältnisse beim ausgewachsenen Thiere berücksichtigen. Die Epen-

1) Biologische Untersuchungen Bd. V. 1895.

2) Studien über das centrale Nervensystem. I. Ueber das Rückenmark einiger Teleostier. Berlin 1898.



dymzellen zeigen hier ein anderes Aussehen; sie sind nicht pelzig wie die fötalen Zellen, sondern ganz glatt und ohne Haare oder Höcker. Die Ependymfäden konvergiren aus gleich grossen Gebieten und legen sich zu ventralen, dorsalen und lateralen Bündeln zusammen, die das Mark regelmässig durchziehen. Das Stützgewebe des Rückenmarkes besitzt ausser den Ependymfasern noch andere Stützelemente, nämlich erstens sog. Astroblasten, deren kleine Zellkörper in der grauen Substanz belegen sind, eine birnförmige Gestalt haben und theils kurze Fasern in allen Richtungen aussenden, theils einen langen Fortsatz ausschicken, der sich wie die Ependymfasern verhält, indem er in der weissen Substanz Septa bildet, während die Fasern bis an den Peripherie verlaufen, um hier mit einem kleinen kegelförmigen Fuss zu endigen. Die Bezeichnung Astroblasten wird von Kolster in phylogenetischer Beziehung angewandt; vom ontogenetischen Gesichtspunkte sind die Astroblasten bestehenbleibende Bildungen in dem Rückenmark der Teleostier. Zweitens findet Kolster reichliche Astrocyten von dem typischen Aussehen, d. h. mit winzigem Zellkörper versehene und nach allen Richtungen ausstrahlende feine Fasern. Diese Fasern finden sich sowohl in der grauen wie in der weissen Substanz und zeigen das gewöhnliche, von den höheren Thieren her bekannte Aussehen. Sehr beachtenswerth ist weiter der Befund von „Massen von feinen, kurzen Fasern, die auch trotz noch so sorgfältigen Suchens keine Verbindung mit irgend einer Zelle aufweisen“. Auf Grund dieses Befundes schliesst sich Kolster in Hinsicht auf den allgemeinen Bau der Neuroglia der später näher zu besprechenden Ansicht Reinke's an, nach dem das Stützgerüst des Rückenmarkes sowohl von verzweigten Gliazellen wie auch von diesen isolirten Fasersystemen gebildet wird. K. theilt weiter mit, dass die Weigert'sche Neurogliafärbung bei den Fischen nicht gelinge, wie ihn dieses zahlreiche Versuche lehren.

Jetzt zu meinen eigenen Untersuchungen übergehend will ich erst hervorheben, dass die Neuroglia-Färbung nach meiner Methode hier lange nicht so schöne Bilder liefert, wie bei Amphioxus und Myxine. Vor allem für die gemachten Befunde belästigend ist die Mitfärbung, welche die Nervenelemente oft zeigen. Ich habe mir viel Mühe gegeben, um für das Rückenmark der Teleostier eine solche Fixirungsmethode zu finden, dass

die Färbungsresultate hier in Betreff der Neuroglia ebenso specifisch und rein ausfallen, wie bei Myxine, aber bisher ohne völlig befriedigenden Erfolg. Die von mir angewandte Methode ist in diesem Falle nämlich sehr launenhaft. Indessen kann man mit ihr aber recht schöne Präparate erhalten, welche die Neuroglia ziemlich rein imprägnirt zeigen. Diese Präparate liegen der folgenden Beschreibung zu Grunde. Sie zeigen eine sehr mächtige Entwicklung des Stützgewebes, wohl eben so mächtig, wie bei Myxine, aber nach einem anscheinend ganz anderen Typus angeordnet.

Bei den Teleostiern habe ich das Rückenmark von verschiedenen Arten untersucht. Meine besten Präparate gehören im Allgemeinen dem Gadus merlangus und Pleuronectes platessa an, und diese Präparate liegen der allgemeinen Beschreibung zu Grunde, die ich im Folgenden von dem Stützgerüst des Rückenmarkes der Teleostier mittheile.

Die Ependymzellen sind von cylindrischer Form und begrenzen in einfacher Schicht das Lumen des Centralkanales. Der Zellkörper — bei gelungener Differenzirung ganz farblos — spitzt sich kegelförmig zu und geht in einen intensiv blau- resp. schwarzgefärbten Ausläufer über. Die Ependymzellen der Teleostier zeigen also in der Struktur eine völlige Uebereinstimmung mit den Ependymzellen von Amphioxus und Myxine. Entweder findet der Uebergang zwischen dem gefärbten Ausläufer und dem ungefärbten Zellkörper scharf in einer Ebene statt, oder es löst sich der Ausläufer in feine Fibrillen auf, die sich bis an die Peripherie des Zellkörpers fortsetzen.

Aber nicht nur in struktureller Hinsicht, sondern auch bezüglich der Anordnung kehrt bei den Teleostiern das Gesetz wieder, das wir so deutlich schon bei Amphioxus und Myxine ausgesprochen fanden, nämlich dass die Ependymfasern das Mark nicht diffus durchziehen, sondern, von gewissen Gebieten des Ependyms konvergirend, ein dichtes Bündel bilden (Fig. 22), dessen Fasern dann, wieder divergirend, die Peripherie des Markes erreichen. Diese Bündel liegen in derselben vertikalen Ebene und bilden in dieser Weise die schon bei den niedersten Vertebraten beschriebenen Ependymsepta. Was die Anordnung der Ependymfasern betrifft, bestätigen also meine Präparate im All-

gemeinen den von Kolster mit der Golgi'schen Methode gemachten Befund.

Die Anzahl und der Verlauf dieser Ependymsepta scheinen bei den verschiedenen Species verschieden zu sein. Bei Pleuronectes platessa finde ich solchergestalt zwei unpaare Septa, die in der Mittellinie sowohl dorsal-, wie ventralwärts verlaufen, und mindestens drei paarige, nämlich ein Paar in sanftem Bogen ventralwärts ausstrahlende, die in Verlauf und Anordnung sehr mit den Ependymsepta bei Myxine und Amphioxus übeinstimmen, ein Paar direkt lateralwärts gehende und ein Paar mit geradem Verlaufe nach hinten und lateralwärts in ungefähr 45 gradigem Winkel mit dem Septum posterius hinziehende. Bei anderen Teleostiern finden sich, ganz wie es Kolster beschrieben hat, zwei unpaare, symmetrisch in der Mittellinie belegene und zwei hintere laterale paarige Septa.

Diese Ependymsepta scheinen aber nicht ausschliesslich von den eigentlichen Ependymfasern aufgebaut zu sein. Man findet nämlich in ihnen eine Anzahl von ovalen Kernen mit einem ungefärbten, spindelförmigen Zellkörper, von dessen Pole gefärbte Ausläufer von dem Aussehen der typischen Ependymfasern entspringen. Diese bipolaren Gliazellen bilden einen natürlichen Uebergang zu den wirklichen Gliazellen.

Die Neuroglia der weissen Substanz enthält ausser den Ependymsepta theils horizontale, theils vertikale Fasern. Die horizontalen Fasern bilden theils von der grauen Substanz einstrahlende Bündel, welche die grösste Aehnlichkeit mit den Ependymbündeln zeigen, und rufen das zerklüftete Aussehen hervor, das die weisse Substanz des Teleostier-Markes charakterisirt. Ausserdem kommen mehr vereinzelte horizontale oder schräge Fasern vor. Das am meisten typische der Neuroglia in der weissen Substanz sind jedoch die longitudinalen Gliafasern, die von selbstständigen, in der weissen Substanz belegenen Zellen entspringen. Diese Gliafasern sind, wie namentlich Querschnitte lehren, quantitativ nicht gleichförmig entwickelt. Am meisten entwickelt sind diese Stützelemente in den Ventralsträngen, und dieselben bilden hier, wie Fig. 26 deutlich zeigt, zwischen den Nervenfasern ein zusammenhängendes Fachwerk. Die quergetroffenen Achsencylinder sind ganz ungefärbt und von hellen Ringen, die den Platz der ausgelösten Myelinscheiden einnehmen, umgeben.

Zwischen diesen treten die quergetroffenen schwarzen Gliafasern hervor, die besonders reichlich an den gröberen Knotenpunkten des Fachwerkes angesammelt sind. Dieses Bild wird durch Fig. 27 ergänzt, in der man dieselben Fasern längsgetroffen sieht. Es verdient auch hervorgehoben zu werden, dass das Kaliber der Nervenfasern in den Ventralsträngen am grössten ist. Das Verhältnis der Fasern zu den Zellen ist hier in der weissen Substanz nicht so leicht zu eruiren. Man findet überall kleine runde Kerne mit sehr unbedeutendem Protoplasma. Hin und wieder kann man auch sehen, wie die gefärbten Gliafasern mit diesen Zellkörpern zusammenhängen. Ausserdem finde ich in der weissen Substanz grössere Zellen mit gut entwickeltem körnigen Protoplasma. Diese Zellen haben, was Form und Lagerung betrifft, eine grosse Aehnlichkeit mit den Zellelementen, die v. Kölliker nach ihrem Entdecker die Burkhardt'schen Zellen bei Protopterus annectens nennt. Ob diese Elemente Gliazellen oder Nervenzellen darstellen, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Ich finde zwar, dass ihre Ausläufer sich oft in intensiv gefärbte Fasern fortsetzen. Ich habe aber schon bemerkt, dass im Rückenmark der Teleostier die Färbung leider keine ganz elektive ist. Oft färben sich hier auch die Nervenfasern. Für die Glianatur der letzterwähnten Zellen könnte vielleicht angeführt werden, dass man hier und da in der Grösse dieser Zellen Uebergänge zu den wirklichen, unzweideutigen Gliazellen findet. Die bestimmte Entscheidung darüber, ob diese Zellen Stützzellen oder Ganglienzellen sind, muss ich aber für künftige Untersuchungen reserviren.

Von noch grösserem Interesse sind die Stützelemente in der grauen Substanz, die von dem Stützgewebe aber nicht gleichmässig durchzogen wird. Um dieses verständlich machen zu können, muss an die allgemeinen Bauverhältnisse im Marke der Teleostier erinnert werden. Die Mitte des Markes wird von grauer Substanz gebildet, die den Centralkanal entweder im Centrum, oder mehr peripherisch belegen enthält. Auf dem Querschnitte präsentirt sich diese centrale graue Masse triangelförmig mit der Basis nach vorne und der Spitze nach hinten, in das Septum posterius auslaufend. Die Basis des Triangels setzt sich an den Seiten in die von den Autoren beschriebenen mächtigen Ventralhörner fort, die, rund angeschwollen, die Mitte der Seitentheile

des Markes einnehmen und in ihrer Peripherie die das Mark der Teleostier besonders charakterisirende Auflösung und Vermischung mit der weissen Substanz zeigen. An den beiden Seiten der Spitze des Triangels markiren in der weissen Substanz zwei kleine, spitzige Auswüchse die von den Autoren beschriebenen Hinterhörner.

Die Vertheilung der Glia ist nun die, dass, während sich in den Ventralhörnern ein spärliches Stützgerüst findet, die centrale graue Substanz nebst den Dorsalhörnern durch einen ausserordentlich dichten Filz von blau-, resp. schwarzgefärbten Fasern charakterisirt ist. In diesem centralen Gliafilz, wie ich dieses Fasergewirr nennen will, findet man zwei Arten von Fasern, nämlich theils gröbere, theils feinere (Fig. 24), deren Unterschied im Kaliber wohl dazu berechtigt, sie von einander getrennt zu halten. Diese Fasern umspinnen einander dicht. Besonders die gröberen haben ein eigenthümlich starres Aussehen und einen geraden oder leicht welligen Verlauf und zeigen spärliche Theilungen von der bei den Selachiern dargestellten Art. In dem Filz sind reichlich kleine, ziemlich gleichmässig runde oder ovale und mit einem kleinen Zellkörper versehene Kerne gleichmässig vertheilt. In jedem Schnitte lassen sich viele von diesen Fasern — sowohl von den groben, wie von den feinen — bis zum Zellkörper verfolgen (Fig. 25). Es ist also ausser Zweifel gestellt, dass die gefärbten Fasern Zellausläufer sind. Im Princip liegt hier also dasselbe Verhältniss zwischen dem Ausläufer und dem Zellkörper wie bei den vorher beschriebenen Vertebraten vor; das grobe Kaliber der Fasern im Verhältniss zu den kleinen Zellkörpern bewirkt aber, dass man ganz eigenthümliche Bilder erhält, die für die Frage von der Neuroglia im Allgemeinen nicht ohne Interesse sind. Man findet nämlich hier wieder, wie Fig. 25 zeigt, ausserordentlich deutlich hervortretend die schon bei Amphioxus, Myxine und Acanthius besprochenen Beziehungen zwischen den Zellkörpern und den Gliafasern. So sieht man, wie der intensiv schwarzgefärbte Ausläufer, sich kegelförmig erweiternd, in den hellen Zellkörper übergeht. Besonders deutlich — sicher in Folge der mehrbesprochenen Kleinheit der Zellkörper — kann man beobachten, wie die Ausläufer in einander umbiegen oder, wie man es auch beschreiben kann, wie ein Ausläufer dicht an der Peri-

pherie der Zelle hinläuft, wobei der kleine, ungefärbte Zellkörper an der Gliafaser hängen bleibt, Bilder, denen wir ja schon bei den niederen Vertebraten begegnet sind, die aber hier so ausserordentlich klar hervortreten. Am deutlichsten zeigen sich die Beziehungen zwischen dem Ausläufer und dem Zellkörper in solchen oft zu findenden Fällen, wo der Ausläufer, am Pole der kleinen Zelle angelangt, sich in zwei oder drei stark gefärbte Streifen zersplittert, die die Zellen korbartig umfassen und sich dann wieder als Ausläufer fortsetzen. Ist also der intime Zusammenhang zwischen den Ausläufern und den Zellkörpern in diesen Fällen sehr ausgesprochen, so sieht man indessen auch Bilder, die für eine grössere Selbständigkeit der Fasern gegenüber dem Zellkörper sprechen. Ich meine Bilder, wo an den gerade verlaufenden, intensiv gefärbten Fasern ein kleiner Kern mit seinem unbedeutenden Zellkörper hängt. Zwar zeigt die charakteristische Weise, in der der Zellkörper sich an den Körper anschmiegt, dass wir es hier nicht mit einer Anlagerung eines fremden, von einer anderen Zelle herstammenden Ausläufers an einen Zellkörper zu thun haben, doch hat der Zellkörper im Vergleich zu dieser mächtigen Faser etwas Rudimentäres an sich.

Was im Vorhergehenden über die groben Fasern gesagt worden ist, gilt auch von den feinen; auch sie zeigen sich als Ausläufer von kleinen Gliazellen, die ungefähr gleichmässig in dem Spongiopilem vertheilt sind, und verhalten sich zu den Zellkörpern ganz wie geschildert worden ist.

Was ihre Anordnung betrifft, so habe ich dieselbe bereits in ihren allgemeinen Zügen skizzirt. Hier werde ich nur hinzufügen, dass man symmetrisch auf beiden Seiten des Centralkanales mächtige longitudinale Züge von Gliazellen sowohl von der gröberen, wie von der feineren Art findet. Weiter treten die Neurogliaelemente in nähere Beziehung zu den nervösen Elementen der grauen Substanz. Man findet nämlich die Nervenzellenkörper von einer charakteristischen Hülle umgeben, die in den Schnitten als ein homogener oder feinfaseriger Hof hervortritt, dessen eigentliche Natur zu erforschen ich für eine künftige Untersuchung reservire. In dieser Hülle findet man eine grosse Menge von Gliafasern, die hauptsächlich der feinen Gattung angehören (Fig. 28). Dieselben spinnen sich in ver-

schiedenen Richtungen um den Zellkörper, solchergestalt einen lockeren pericellulären Gliafilz bildend. Auch die dickeren Nervenfasern der grauen Substanz sind von einem Mantel longitudinaler Gliafasern umgeben. Die Gliafasern, die die Ganglienzellkörper umspinnen, lassen sich in vielen Fällen bis zu kleinen Gliazellen verfolgen, die in der nächsten Nähe der Nervenzellen liegen.

Auf das Studium der Neuroglia der Amphibien (Rana, Bombinator), der Reptilien (Lacerta) und der Säugethiere (Kaninchen, Katze) habe ich viel Zeit und Mühe verwendet, ohne solche Bilder erhalten zu können, wie ich im Vorhergehenden beschrieben habe. Zwar habe ich stellenweise recht hübsche Bilder bekommen. Eine Gesammtdarstellung der Neuroglia habe ich jedoch nicht erhalten. Jedenfalls habe ich mich ganz sicher überzeugt, dass sich die Neuroglia in structureller Hinsicht bei diesen höheren Vertebraten ganz ebenso wie bei den niederen verhält.

Allgemeiner Theil.

Die im Vorstehenden dargelegten Beobachtungen über die Verhältnisse der Neuroglia bei den niederen Vertebraten müssen jetzt vom allgemeinen Gesichtspunkte betrachtet werden, wobei vor allem der Blick darauf zu richten ist, ob sich vielleicht etwas von Bedeutung für die allgemeine Lehre von der Neuroglia auskrystallisiren dürfte. Von zwei Gesichtspunkten sind die mitgetheilten Befunde lehrreich, nämlich in Betreff der Struktur der Neuroglia und hinsichtlich ihrer allgemeinen topographischen Vertheilung.

Wenn ich erstens die im Vorhergehenden dargelegten speciellen Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammenfasse, so habe ich gefunden, dass man im Rückenmark von Amphioxus, Myxine, Acanthias und den Teleostiern nach passender Fixirung und Eisenhämatoxylinfärbung ein Gewebe in seiner Gesammtheit ganz specifisch gefärbt erhält, welches Gewebe ich in Uebereinstimmung mit früheren Untersuchungen Neuroglia genannt habe. Dieses Gewebe besteht aus Zellen und Fasern, die jedoch in solcher Beziehung zu einander stehen, dass alle Fasern als Ausläufer der Zellen zu betrachten sind. In topographischer Hinsicht kann man die Elemente dieses Gewebes in zwei Kategorien eintheilen, nämlich in Ependymzellen und eigentliche Gliazellen. Jene sind

cylindrische Elemente, die den Centralkanal begrenzen und peripheriewärts einen langen Ausläufer aussenden, welche Ausläufer bei den untersuchten Species bis an die Peripherie verlaufen, jedoch nicht diffus vertheilt sind, sondern zu regelmässigen Bündeln zusammentreten, die sich im Marke in bestimmten vertikalen Ebenen vertheilt zeigen. Die Gliazellen sind verästelte Zellelemente, die in der grauen resp. weissen Substanz belegen sind und ihre Ausläufer in verschiedenen Richtungen aussenden. In struktureller Hinsicht verhalten sich die Ependym- und Gliazellen ganz gleichartig, indem sie einen ungefärbten Zellkörper und gefärbte Ausläufer zeigen, die in sofern in Beziehung zu einander stehen, als die Ausläufer, wenn man sie in der Richtung gegen die Zelle verfolgt, entweder in einem bestimmten Abstand von der Zelle ihre Färbbarkeit verlieren, oder sich in gefärbte Fibrillen fortsetzen,die an der Peripherie der Zelle verlaufen und hier schliesslich endigen. Dieses letzterwähnte charakteristische Verhältniss lässt sich schon in aller Deutlichkeit bei den kleinen kegelförmigen Zellen an dem Centralkanal des Amphioxus demonstriren, und man findet es dann typisch sowohl bei Myxine, wie bei den Teleostiern wieder.

Ich habe die hier in ihren allgemeinen Zügen beschriebenen Dinge stets ein Gewebe genannt, weil ich es für berechtigt halte, die Neuroglia als ein besonderes Gewebe anzusehen. In dieser Hinsicht weiche ich von vielen Vorgängern ab. Die meisten Autoren wollen nämlich nicht zugeben, dass die Neuroglia eine besondere Gewebeart ist, sondern behaupten, dass ihr Name nur ein Collectivname für eine besondere Gattung von Zellen, die Astrocyten, sei, die sich „in dem centralen Zellen- und Faserfilz“ (Lenhossék) finden. Ich fasse die Neuroglia als ein Gewebe auf und lege, wie ich jetzt näher darthun werde, ein besonderes Gewicht auf diese Auffassung. Meine Gründe hierzu sind folgende: das, was ich Neuroglia genannt habe, entspricht vollständig dem, was man gewöhnlich unter Gewebe versteht. So finden wir bei Oskar Hertwig, Die Zelle und Gewebe, Zweites Buch, folgende Definition des Gewebes: „Indem unsere Untersuchung somit von der Zelle, die im ersten Buch als Elementarorganismus betrachtet wurde, zu den in bestimmte Verbände eingetretenen Elementartheilen fortschreitet, erweitert sich die Zellenlehre zur Gewebelehre, welche den Gegenstand dieses

zweiten Buches bildet. Denn unter einem Gewebe verstehen wir eine Vielheit zu gemeinsamer Funktion zusammengeordneter Zellen." — Ich halte es für einen Irrthum, wenn man sich im Anschluss an die Golgibilder vorstellt, dass die Neuroglia nur eine Sammlung von verzweigten Zellen bildet, die hier und da zwischen den Nervenelementen eingesprengt sind. Das, was vielmehr gerade die Neuroglia charakterisirt, ist die Zusammenordnung der einzelnen Elementartheile — der Zellen und der Fasern — zu einem Ganzen mit einer besonderen, von derjenigen des eigentlichen Nervengewebes verschiedenen Funktion. Ich betrachte es also für eine richtige Auffassung besonders geboten, hervorzuheben, dass die Neuroglia ebenso gut wie das Nervengewebe, Muskelgewebe, Bindegewebe u. s. w. ein wirkliches und selbständiges Gewebe ist.

Die von mir untersuchte Neuroglia habe ich als aus Fasern und Zellen bestehend beschrieben. Vielleicht dürfte man die genannte Eintheilung der Elementartheile dieses Gewebes als formell unrichtig bezeichnen wollen, da ich ja ausdrücklich betont habe, dass alle diese Fasern Zellenausläufer und also keine selbständigen Bildungen sind. Gegen eine solche Einwendung muss ich betonen, dass ich das Wort Faser deshalb anwende, weil es mehr sagt als Zellenausläufer, und es angewendet werden muss, um zu bezeichnen, dass die Ausläufer sowohl morphologisch, wie auch physikalisch-chemisch von dem Zellkörper verschieden sind, was man schon aus der Verschiedenheit der Färbbarkeit der Ausläufer und der Zellkörper zu schliessen berechtigt ist.

Ich komme jetzt zur Vergleichung meiner Resultate mit den mit anderen Methoden erhaltenen und will in Zusammenhang damit meine allgemeine Ansicht von der Neuroglia im Verhältniss zu den Ansichten anderer Untersucher der Neuroglia darlegen. Von dem Material, das ich vermittelst meines Verfahrens untersucht habe, haben die Cyclostomen und Teleostier, wie schon hervorgehoben worden ist, eine gründliche Bearbeitung vermittelst der Golgi'schen Methode erfahren. Dieses fordert natürlich besonders dazu auf, meine Resultate mit den vermittelst der Golgi'schen Methode erhaltenen zu vergleichen. Wenn man die Bilder von der Neuroglia des Markes von Myxine, die von Nansen und Retzius geliefert worden sind, mit denjenigen vergleicht, die ich von demselben Gegenstand mittels meiner Methode erhalten habe, so wird man vielleicht beim ersten Anblicke

keine gemeinsamen Vergleichungspunkte finden, vielmehr glauben, dass es sich hier um verschiedene Dinge handele. Eine nähere Untersuchung lehrt aber bald, dass dieses nicht der Fall ist, sondern dass hier im Gegentheil dieselben Elemente vorliegen und der Unterschied nur dadurch hervorgerufen ist, dass in den dicken Golgi-Schnitten ganze Zellen in einzelnen Exemplaren zu sehen sind, während meine Präparate nur Theile von einer Menge Neurogliaelemente darbieten. Auch wird es deutlich, dass die Golgi'sche Methode bei Myxine nur eine gewisse Art der Neurogliaelemente imprägnirt, nämlich die Zellen, deren Zellkörper, in der grauen Substanz belegen, ihre Ausläufer in die weisse Substanz ausstrahlen lassen, und zwar auch nur diejenigen von diesen Zellen, deren Ausläufer sich durch ihr grobes Kaliber auszeichnen, bezeichnet sind. Die Färbung mit der Golgi'schen Methode ist also eine sehr unvollständige, und es wirkt diese Methode, wie ich schon oben betont habe, als eine ideelle Isolationsmethode, als welche sie die Zellelemente vorzüglich darstellt; ihr Fehler liegt darin, dass sie weder alle Zellformen — ich erinnere z. B. an die in der weissen Substanz belegenen Zellen und an die feinfaserige Glia an der Grenze der grauen Substanz — noch die Zellformen in ihrer Anordnung und gegenseitigen Beziehung darzustellen vermag. Aus natürlichen Gründen reicht die Methode nicht aus, um die eigenthümlichen Structurverhältnisse zu demonstriren, die zwischen den Ausläufern und Zellkörpern bestehen.

Wenn ich zu den Teleostiern übergehe, so finde ich bei einer Vergleichung von Kolster's Befunden mit den meinigen, dass auch hier, wennschon die oben angegebenen Bemerkungen hier ihre Geltung haben, eine principielle Uebereinstimmung zu finden ist. So bin ich überzeugt, dass die zwei verschiedenen Gliaformationen, die ich gefunden und in meinen Präparaten als die feinfaserige und die grobfaserige beschrieben habe, mit Kolster's Astrocyten und Astroblasten übereinstimmen. Die von Kolster mittelst der Golgi-Methode dargestellten feinen Faserwerke, welche ohne Beziehung zu etwaigen Zellkörpern sind, haben mich natürlich ganz besonders dazu aufgefordert, in meinen Präparaten nach ähnlichen Bildern zu forschen. Aber ohne Erfolg. Freilich lässt sich aus natürlichen Gründen nicht jede Faser bis an ihren Zellkörper verfolgen, aber ich finde die

Gliazellkörper so gleichmässig in dem Spongiopilem vertheilt und so reichlich mit Ausläufern versehen, dass ich nichts finde, was gegen die Annahme spräche, dass die anscheinend freien Fasern abgeschnittene lange Ausläufer von Zellen sind, die in anderen Ebenen als in der des betreffenden Schnittes liegen.

So viel über die Vergleichung meiner Resultate mit den vermittelst der Golgi'schen Methode gewonnenen. Am Anfange dieser Abhandlung habe ich den Satz ausgesprochen, dass eine Untersuchung der Neuroglia in unserer Zeit von den Ergebnissen auszugehen habe, die man nicht nur mit der Golgi'schen, sondern auch mit der Weigert'schen Methode gewonnen hat. Ich komme also jetzt zur Vergleichung meiner Ergebnisse mit den mittelst der letztgenannten Methode erhaltenen Resultate. Hier begegne ich aber viel grösseren Schwierigkeiten. Denn einerseits ist es bisher nicht gelungen, die Methode von Weigert an anderem Material als an menschlichem zu verwerthen — bestimmte Angaben über einen negativen Erfolg bei dem Rückenmark der Teleostier liegen aus der Feder Kolster's vor – und andererseits bin ich überzeugt, dass die von mir beschriebenen Structurverhältnisse auch bei den Säugethieren gelten; menschliches Material habe ich jedoch nicht untersucht. Man könnte also gegen eine derartige Vergleichung einwenden, dass sie keinen Sinn habe, da die Vergleichsobjekte nicht dieselben, sondern verschiedene seien. In Anbetracht der principiellen Uebereinstimmung, die sich ja überall im Thierreich auch in Hinsicht auf die Gewebeformationen findet, wage ich aber gleichwohl eine solche Untersuchung vorzunehmen.

In der wichtigen Principfrage von dem Verhältniss zwischen den Gliazellen und den Gliafasern stimme ich, wie ja aus dem Vorhergehenden deutlich hervorgeht, nicht mit Weigert überein, indem ich überall einen Zusammenhang zwischen den Zellen und den Fasern und also keine selbständigen Faser annehme. Es war nicht leicht, in dieser wichtigen Frage eine bestimmte Stellung einzunehmen. Oft, besonders bei der Beurtheilung gewisser Neurogliaformationen in dem Marke von Myxine, umfasste ich lange Zeit die Weigert'sche Ansicht, dass wir es hier nur mit freien Fasern zu thun haben. Eine nähere Untersuchung liess mich aber stets charakteristische Verbindungen in genügender

Zahl finden, um es wagen zu können, einen Zusammenhang zwischen den Zellen und den Fasern im allgemeinen zu postuliren.

Die Bilder, von denen Weigert in seiner Abhandlung spricht, in denen man die Fasern gerade oder in sanftem Bogen an den Zellen vorbeilaufen sieht, habe ich, wie aus der speciellen Beschreibung hervorgeht, sowohl bei Myxine, wie bei den Telostiern oft beobachtet. Ja, schon bei Amphioxus lagen ja die Verhältnisse principiell ähnlich vor, indem die gefärbten Ausläufer an der Peripherie der kleinen kegelförmigen Zellen blind auslaufen. Aber gerade an diesem Objekt ging ja eben deutlich hervor, dass die Fasern in sehr naher Beziehung zu den Zellkörpern stehen und dass man daher nicht von selbständigen Fasern in der Meinung wie beim Bindegewebe sprechen kann.

Stehe ich also in dem Punkte, der den Zusammenhang zwischen den Fasern und den Zellen betrifft, nicht auf der Seite Weigert's, so muss ich aber doch mit ihm den wichtigen Unterschied betonen, der sowohl in morphologischer Hinsicht, wie in chemisch-physikalischer Beziehung zwischen den Fasern und Zellkörpern besteht und eine typische Differenzirung derselben darstellt, welche Differenzirung eben die meist charakteristische Eigenthümlichkeit der Neuroglia ist. Es scheint mir, als ob die Anhänger der Golgi'schen Methode dieses Charakteristicum nicht genügend berücksichtigten.

Dieses führt mich auf die Kritik, die in der Litteratur der Weigert'schen Ansicht über die Neuroglia zu Theil geworden ist.

Nach Lenhossék[1]) ist die Auffassung Weigert's aus einer unvollkommenen Färbung hervorgegangen. Durch die Weigert'sche Methode färben sich nur die Ausläufer, während die Zellkörper ungefärbt verbleiben. Lenhossék erklärt die Bilder, die Weigert für seine Ansicht besonders hervorgezogen hat und in denen die Gliafasern über die Zellkörper hinwegziehen, so, dass es sich hier um Ausläufer anderer Astrocyten handelt, die die naheliegenden Zellkörper umflechten.

Kölliker spricht in seinem Handbuch der Gewebelehre im Anschluss an eine kritische Beurtheilung der Untersuchung Ranvier-Weigert's eine Ansicht über die Neurogliazellen aus, die hier nicht stillschweigend übergangen werden darf. Er hebt nämlich her-

1) Der feinere Bau des Nervensystems. Berlin, 1895.

vor, dass es vielleicht nicht ganz richtig ist, die Golgi'schen Zellen einfach als sternförmige Zellen aufzufassen. „Eine Prüfung vieler Golgi'schen Zellen ergiebt, dass dieselben sehr häufig wie aus zwei Theilen bestehen, einem Zellenkörper und einer demselben einseitig ansitzenden Platte, von welcher die Ausläufer abgehen." „Gestützt auf diese Thatsachen, möchte ich nun die Hypothese aufstellen, dass die Golgi'schen Zellen aus einem Theile ihres Protoplasma einseitig eine mit Ausläufern versehene Platte erzeugen, welche anfänglich und so lange die Ausläufer noch sich verlängern, mit dem kernhaltigen Theile des Zellenprotoplasma innig und unmittelbar zusammenhängt, später jedoch in vielen Fällen eine andere Dichtigkeit und vielleicht auch eine etwas abweichende chemische Konstitution gewinnt und von diesem Zeitpunkte an unter gewissen Umständen von dem Zellkörper sich trennen lässt."

Reinke[1]) hat in einer kritischen Erörterung versucht, die verschiedenen Ansichten, die zwischen den Anhängern der Golgi'schen Methode und denen der Weigert'schen bestehen, zu vereinigen. Nach ihm besteht die Neuroglia aus Zellen und aus Fibrillen. Jene haben zahlreiche verästelte protoplasmatische Fortsätze und lassen sich mittelst der Golgi'schen Methode darstellen. Die Fibrillen sind morphologisch, physikalisch und chemisch von den Zellen verschieden, liegen in und an denselben, können sich aber auch vom Zellenleib emancipiren und ganz selbständig verlaufen. Sie lassen sich mittelst der Weigert'schen Methode darstellen. Hier liegt also ein wahrer Compromiss der verschiedenen Ansichten vor.

Robertson[2]) opponirt sich sehr bestimmt gegen die Ansicht Weigert's und huldigt der älteren Ansicht von einem reinen cellulären Bau der Neuroglia. Namentlich kritisirt er eingehend den Befund Weigert's, nach welchem die Gliafaser die Zelle bogenförmig passirt. Er erklärt diese Bilder so, dass der ungefärbte Zellkörper eine dünne, gefärbte Membran besitzt, die unter dem schrumpfenden Einfluss der Härtungsflüssigkeit Runzeln bildet, welche die gefärbten Uebergänge zwischen den Fasern darstellen.

---

1) Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 50. 1897.
2) Journal of Mental Science Bd. 43. 1897.



Van Gehuchten kritisirt ausführlich in seiner Anatomie du Système nerveux de l'homme die Ansicht Weigert's über die Struktur der Neuroglia. Nach ihm handelt es sich um gefärbte Ausläufer und ungefärbte Zellkörper, die zwar chemisch, aber nicht morphologisch von einander unterschieden worden sind. Dieselben stehen vielmehr in sehr intimer Verbindung mit einander. Sie verhalten sich zu einander, wie die Zellmembran zum Zellkörper bei den Pflanzenzellen oder wie die Ausläufer der Nervenzellen zu deren Körper.

Held[1]) theilt interessante Beobachtungen über die Neuroglia mit, die nach gewissen, nicht näher angegebenen Fixirungen und Färbungen mit Eisenhämatoxylin und Erythrosin-Methylenblaudoppelfärbung bei Säugethieren (Kalb, Kaninchen) gemacht sind. In solchen Präparaten erscheinen die Neurogliafasern von der Protoplasmamasse der Neurogliazellen different. Eine nähere Untersuchung zeigt aber, dass die anscheinend selbständigen Fasern in fester Fügung mit dem Maschenwerk der Zelle verbunden sind. „In vielen Fällen kommt ausserdem als Besonderes noch hinzu, dass eine Anzahl convergirender Fäden dieses „Spongioplasma“ der Neurogliazelle sich zu einer stärkeren, anscheinend soliden und einheitlichen Faser zusammenfügt, welche dann in weiterer Entfernung von der Zelle alle jene Besonderheiten zeigt, welche einer selbständigen Faser zugeschrieben worden sind.“

Wenn sich meine bei den niederen Vertebraten gemachten Befunde mit den obengenannten theilweise von einander verschiedenen Anschauungen vergleiche, so stimmen sie mit den Ansichten Kölliker's überein, nur dass ich immer einen Zusammenhang zwischen den Zellen und Fasern annehme. Kölliker's Scharfblick scheint schon an ungefärbten Präparaten das gesehen zu haben, was für die Neuroglia am meisten charakteristisch ist, nämlich die eigenthümliche Differenzirung, die zwischen den Gliafasern und Gliazellen besteht. Auch die Anschauungen, die von van Gehuchten und Held ausgesprochen worden sind, bieten viele Vergleichungspunkte mit den von mir erhaltenen Ergebnissen dar.

Nur gegen van Gehuchten muss ich hervorheben, dass

2) Archiv f. Anatomie, Jahrg. 1897. Suppl.-Band.

es sich nicht nur um eine chemisch-physikalische Verschiedenheit zwischen den Gliafasern und den Gliazellen handelt, sondern dass hier auch eine morphologische Differenz vorliegt. Darum ist die Vergleichung mit der Zellmembran sehr zutreffend, die Vergleichung mit den Nervenzellen und Nervenfasern aber nicht richtig, da, so viel meine Beobachtungen lehren, gewissermaassen so zu sagen eine bestimmte Grenze zwischen den Gliazellen und Gliafasern besteht.

Für die Ansicht Reinke's sprechen meine Präparate nicht. Hier muss aber hervorgehoben werden, dass unsere Objekte ja ganz verschieden waren, indem Reinke nur die weisse Substanz im menschlichen Rückenmark untersucht hat. Jedenfalls habe ich mit der von mir angewandten Methode keinen Unterschied zwischen Zellen mit protoplasmischen Ausläufern und davon verschiedenen Fibrillen gefunden. — Ebenso kann ich Robertson's Urtheil über die Weigert'schen Bilder nicht beistimmen. Es handelt sich hier nicht um eine besondere, gefärbte Membran der Gliazellen, in die sich gefärbte Ausläufer fortsetzen. Diese Ausläufer gehen ganz sicher, wie dieses die groben Gliafasern bei den Teleostiern besonders schön zeigen, in distinkte feine, in der Peripherie der Zellen verlaufende Fasern oder, wenn man so will, Fibrillen über.

Die Auffassung der Neuroglia als Gewebeart, eine Frage, die natürlich in dem intimsten Connex mit der Struktur der Neuroglia steht — hat im Laufe der Zeit gewechselt. Die Golgi'sche Methode hat hierbei eine wichtige Rolle gespielt, indem durch die mit ihr erhaltenen Ergebnisse definitiv festgestellt worden ist, dass die Neuroglia ectodermalen Ursprunges ist. In seinem grossen Werke liefert Weigert im Abschnitt: Besprechung der histogenetischen Stellung der Neuroglia eine vorzügliche Darstellung der verschiedenen Auffassungen der Neuroglia von diesem Gesichtspunkte. Nach seiner Ansicht unterliegt es keinem Zweifel, dass die Neuroglia ectodermalen Ursprunges ist. Die His'sche Ansicht, dass das Stützgewebe des Centralnervensystems doppelten Ursprunges sei, nämlich theils aus den aus der Medullarplatte stammenden Spongioblasten, theils aus den vom Mesoderm herrührenden Deiters-schen Zellen bestehe, weist er als unbegründet zurück. Da nun

die Neuroglia nach Weigert's Untersuchungen histologisch in voll entwickeltem Zustande den Bau einer typischen Bindesubstanz darbietet, so liegt hierin, nach Weigert, ein Paradoxon, das bei unserer gegenwärtigen Kenntniss von der Neuroglia nicht auszugleichen ist: ectodermaler Ursprung — bindegewebiger Bau! Das letzte Wort in dieser Angelegenheit ist nach Weigert aber noch nicht gesprochen. Weitere embryologische Untersuchungen, auf diesen Punkt gerichtet, sind darum abzuwarten.

Wie oben näher ausgeführt ist, huldige ich im Allgemeinen der Ansicht, dass die Gliafasern sowohl morphologisch, wie physikalisch-chemisch als Differenzirungsprodukte der Gliazellen zu betrachten sind. Auch der ectodermale Ursprung muss natürlich als sichergestellt betrachtet werden.

Die Ansicht über die Neuroglia als Gewebeart, der ich huldige, ist die, dass die Neuroglia einen Uebergang zwischen dem rein epithelialen Gewebe und dem Bindegewebe bildet. Sie bietet nach meiner Ansicht Vergleichungspunkte in beiden Richtungen dar. Einestheils hat man ja in der Epidermis Fasern von eigenthümlichem Aussehen (Herxheimer, Kromayer) nachgewiesen, die nichts anderes als lange Ausläufer der Zellen sind. Anderentheils kann man im embryonalen Bindegewebe nach passender Fixirung und Eisenhämatoxylin-Färbung Bilder erhalten, die in morphologischer Hinsicht der Neuroglia sehr ähnlich sind. So habe ich in der Zahnpulpa eines jüngeren Individuums nach Fixirung in Formol-Bichromatlösung und Eisenhämatoxylinfärbung schöne, verzweigte Zellen gefunden, deren Ausläufer einen dichten Filz von umspinnenden Fasern darstellten, welche Fasern intensiv gefärbt waren, während die Zellkörper ungefärbt hervortraten. Die Ausläufer setzten sich in soche Fibrillen fort, die an oder in dem Zellkörper verliefen und dann in einen anderen Ausläufer ausstrahlen. Ich betrachte diese Befunde als mit denen identisch, die Flemming[1]) bei seinen Untersuchungen der Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugethieren gemacht hat. Ich werde bei einer künftigen Untersuchung auf diese Befunde näher eingehen. — Die richtige Auf-

1) Archiv f. Anatomie. 1897.

fassung der Neuroglia erhält man erst dann, wenn man von der so tief im Bewusstsein wurzelnden Specificität der Gewebe abkommt, die besonders von den Pathologen so zäh umfasst wird. Wenn man aber von diesem Specifizitäts-Dogma abgeht und die Differenzirungsprocesse der Gewebe als durch die Arbeitstheilung hervorgerufen betrachtet, der die ursprünglich gleichwerthigen Zellen an ihren besonderen Stellen in besonderen Richtungen unterworfen sind, eine Lehre, die namentlich von Oskar Hertwig in seiner „Zelle und Gewebe“ entwickelt worden ist, verliert das Aussehen der Neuroglia und ihr ectodermales Entstehen jedes Paradoxon. Die Lage der Zellen im Centralnervensystem ist weder die gebundene, die ihre Stammesgenossen in dem Hornblatt charakterisirt, noch die freie, welche die aus dem epithelialen Verband gelösten Bindegewebszellen besitzen. Der epitheliale Verband ist zwar bei den meisten Zellen verloren gegangen — nur bei den Ependymzellen findet er sich noch —, doch ist die Freiheit der Stützzellen nicht so gross, wie bei den Bindegewebszellen, und die stützende Funktion erhält ihren Ausdruck in der Hervorbringung der Stützfasern, die aus dieser Ursache im Zusammenhang mit den Zellen bleiben und denen keine Selbständigkeit wie den Fasern der Bindegewebe zukommt.

Was die Funktion der Neuroglia betrifft, so kann ich nur denen beistimmen, die in ihr ein typisches Stützgewebe sehen. Die Hypothese von Ramon y Cayal, nach der die Gliazellen Contractilität besitzen und in ihrer Gesammtheit einen veränderlichen Isolirungsapparat der Nervenströme darstellen, findet in meinen Untersuchungen keine Stütze. Ich will in ihnen sogar einen, wie mir scheint, sprechenden Beweis gegen diese Lehre sehen. Wie oben aus den speciellen Beschreibungen hervorgeht, habe ich bei Myxine gefunden, dass die Glia-Ausläufer entweder an der Peripherie, oder im Innern des Markes mit kleinen kegelförmigen Füssen endigen und sich dort befestigen. Dass diese Ausläufer nicht kontraktil sind, muss als ein Axiom angesehen werden, denn ihre festen Beziehungen zu der Umgebung hindern jede Veränderung in ihrer Lage. Weiter machen die Neurogliafasern mehr den Eindruck von etwas Starrem, Unbeweglichem, als von kontraktilen Fibrillen.

Der Eindruck, den man durch das Studium der Glia namentlich bei Myxine von der Funktion der Neuroglia erhält, ist das

von einem starren, unbeweglichen Gerüstwerke, dessen Theile einestheils in Uebereinstimmung mit den gröberen mechanischen Beanspruchungen des Bauverhältnisses des Markes angeordnet sind, anderentheils das Stützwerk der feineren Nervenelemente bilden. Man kann die Rolle der Neuroglia am besten bezeichnen, wenn man sagt: sie bildet das Skelett des Nervensystems.

Diese Anschauung geht vor allem aus der Anordnung und topographischen Vertheilung der Neuroglia hervor. Dass sich hierin eine grosse Regelmässigkeit kund giebt, dafür sprechen ja die oben mitgetheilten speciellen Beschreibungen genügend. Ich kann darum Weigert nur beistimmen, wenn er sagt, „dass die Raumausfüllung, die der Neuroglia unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen obliegt, nicht in regelloser Weise vor sich geht." Dagegen glaube ich, dass hier nicht so einfache Verhältnisse wie bei den Bindesubstanzen vorliegen, wo die statistischen Gesetze, z. B. die Anordnung der normalen Knochenbälkchen, schon festgestellt sind. Zwar wäre es möglich, dass für das Ependymgerüst ähnliche Regeln aufgestellt werden können. Bei der eigentlichen Glia aber sind die Verhältnisse viel komplicirter. Ein Punkt in der Anordnung, der hier besonders hervorgehoben werden muss, ist die überraschende Uebereinstimmung, die bei Myxine zwischen der Neuroglia und dem Nervengewebe besteht. Vielleicht werden weitere, besonders auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen neue Aufschlüsse bringen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II—V.

Fig. 1. Amphioxus. Frontalschnitt durch das Rückenmark. Man sieht die zahlreichen den Centralkanal begrenzenden Ependymzellen, die Ependymbalken, und die diffus im Marke sich vertheilenden Ependymfasern. Apochr. Obj. 4,0 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 2. Amphioxus. Querschnitt durch das Rückenmark. Apoch. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 3. Amphioxus. Zwei Ependymzellen, welche das Verhältniss zwischen den Zellkörpern und den Ausläufern demonstriren. Apochr. Obj. 1,30, 20 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 4. Amphioxus. Der Querschnitt des Rückenmarkes zeigt die Gegend des Nerven-Austrittes mit den darin verlaufenden Gliafasern, welche von besonderen Gliazellen entspringen. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 5. Myxine. Querschnitt des Rückenmarkes. Uebersichtsbild. Apochr. Obj. 4,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 6. Myxine. Rückenmark. Frontalschnitt. Man sieht die zu den lateralen Bündeln konvergirenden Ependymfasern und die centrale Gliamasse. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 7. Myxine. Rückenmark. Frontalschnitt. Laterale und longitudinale Ependymbündel. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 8. Myxine. Rückenmark. Querschnitt. Der Schnitt ist so gefallen, dass man sowohl ein dorsales und ein ventrales, wie ein laterales Ependymbündel sieht. Apochr. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 9. Myxine. Rückenmark. Querschnitt. Die Gegend um den Centralkanal. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 10. Myxine. Rückenmark. Querschnitt. Der Centralkanal mit umgebenden Ependymzellen. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 11. Myxine. Rückenmark. Querschnitt. Man sieht die Spitze der grauen Hörner, welche von dicht gepackten Gliazellen ausgefüllt sind. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 12. Myxine. Rückenmark. Frontalschnitt durch den äusseren Theil der grauen Substanz mit der transversalen Anordnung von Glia- und Nervenelementen. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 13. Myxine. Rückenm. Quersch. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 14. Myxine. Rückenmark. Sagittalschnitt in der Nähe des Centralkanales. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 15. Acanthias vulgaris. Rückenmark. Querschnitt. Obj. C. Oc. 4.

Fig. 16. Acanthias. Rückenmark. Querschnitt. Graue Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 17. Acanthias. Rückenmark. Querschnitt. Weisse Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 18. Acanthias. Theilung der Gliafaser. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 19, 20, 21. Acanthias. Gliazellen. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 22. Teleostier. Rückenmark. Sagittalschnitt. Hinteres Ependymseptum. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 23. Teleostier. Rückenmark. Sagittalschnitt. Centrale graue Substanz. Apochr. Obj. 4,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 24. Teleostier. Rückenmark. Sagittalschnitt. Dichter Gliafilz in der grauen Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 25. Telostier. Rückenmark. Sagittalschnitt. Grobe Glia. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 26. Teleostier. Rückenmark. Querschnitt. Weisse Substanz. Vorderstrang. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 27. Teleostier. Rückenmark. Längsschnitt der weissen Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 28. Teleostier. Rückenmark. Graue Substanz. Apochr. Obj. 1,30, 2,0 mm. Comp. Oc. 4.

Zellenstudien.

Von

Georg Niessing.

Hierzu Tafel VI.

II.

Ein guter Theil der Fortschritte, welche die Zellenlehre in der letzten Zeit gemacht hat, ist durch Untersuchung des für diesen Zweck klassischen Materials, des Salamanderhodens, zu Stande gekommen, und eine Anzahl Autoren hat immer wieder auf dieses Material zurückgegriffen, neue Entdeckungen gemacht und weitere werthvolle Aufschlüsse für die Zellenlehre geliefert. Gleichwohl hat der Hoden des gefleckten Erdsalamanders noch nicht seinen Werth als Untersuchungsobjekt verloren, sondern er scheint vielmehr durch jede neue Bearbeitung an Werth zu gewinnen. Denn mit jedem Schritt vorwärts entstehen neue Fragen, welche reiche Anregung zu dankbaren Untersuchungen geben. Auch für die folgenden Studien hat der Salamanderhoden gedient.

Es ist durchaus nicht gleichgültig, welche Fixirungsmittel hierbei verwendet werden. Die bekannte Flemming'sche Lösung ist eines der besten, allein sie reicht bei weitem nicht aus, wenn es sich um die Klarstellung feinster Structuren handelt. Hierzu sind Gemische von Osmiumsäure mit Platinchlorid unbedingt erforderlich, solange wir nicht über noch bessere Fixirungsmittel verfügen. So habe ich denn auch die werthvollsten Funde an Präparaten machen können, welche mit den von mir bereits früher angegebenen Mischungen[1]) von Osmiumsäure-Platinchlorid-Eisessig und Sublimatlösungen oder solchen ohne Sublimatzusatz fixirt waren. Die concentrirte wässrige Sublimatlösung ist im allgemeinen für Salamanderhoden unbrauchbar, weil die Schrumpfungen einzelner Zellstructuren namentlich des von Heidenhain früher sogenannten Kernsafteiweisses zu beträchtlich sind. Gleichwohl sind auch solche Schrumpfungsbilder unter Umständen verwerthbar und auch benutzt worden.

Aus verschiedenen Gründen hauptsächlich zum Zwecke des Ver-

1) G. Niessing, Zellenstudien. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 45.

gleichs und der Ergänzung ist auch noch anderes Material herangezogen worden, so die schon früher von mir untersuchten lymphoiden Zellen der Leber des Salamanders.

Die Färbungen wurden mit Eisenhämatoxylin in der von M. Heidenhain angegebenen Weise ausgeführt. Die Platinpräparate setzen zwar diesen Färbungen einen erheblichen Widerstand entgegen, aber sie sind doch färbbar, und diese Tinctionen erweisen sich allen anderen weit überlegen. Hierbei gewähren die Vorfärbungen einen grossen Nutzen. Ich habe aber gefunden, dass die Vorfärbungen mit Anilinblau namentlich bei den Platinpräparaten den Vorzug verdienen. Die feineren Structuren treten schärfer hervor. Leider ist es mit unsern Farbstoffen und Reagentien nicht auf's Beste bestellt, und dies mag wohl auch die Ursache sein, dass die Präparate oft so ungleich ausfallen und die Darstellung mancher Einzelheiten dem einen gar nicht, dem andern spielend gelingt.

Ich bin nicht in der Lage, sagen zu können, was für ein Farbstoff mir unter dem Namen Anilinblau vorliegt. Ich habe ihn unter dem angegebenen Namen von Dr. Grübler in Leipzig bezogen. Das eine kann ich aber mit Bestimmtheit sagen, und davon kann man sich mit Leichtigkeit überzeugen, dass es kein einheitlicher Farbstoff, sondern ein Gemisch von mindestens 2 Farbstoffen, eines violetten und eines blauen, ist. Es kommt darauf im Grunde vielleicht nicht viel an, es ist aber von Wichtigkeit zu wissen, ob der Farbstoff mit diesem Namen aller Orten so beschaffen ist. Dieselbe Unsicherheit besteht ja auch, wie jeder Kundige weiss, beim Hämatoxylin. Das Aussehen desselben aus verschiedenen Fabriken ist so wechselnd, dass man glauben könnte, ganz verschiedene Stoffe vor sich zu haben. Ich habe es deshalb vorgezogen, soweit dies angängig war, mir meine Reagentien direkt von E. Merk in Darmstadt zu verhaffen, z. B. Hämatoxylin, Ferrum sulfuricum ammoniatum, Kalium subsulfurosum und andere, und bin durch die gleichmässige Beschaffenheit und Güte der Chemikalien sowie auch durch ihren Preis zufriedengestellt.

Ich habe durchgängig nur dünne Schnitte von $2^1/_2$ bis höchstens 4 mikra verwendet und stets die nöthige Sorgfalt gebraucht, um künstliche Veränderungen in den Präparaten zu vermeiden. Auch wurden natürlich die Ränder der Schnitte sowie andere Stellen, wo das Fixirungsmittel zu stark oder nicht genügend eingewirkt hatte, von der Untersuchung ausgeschlossen.

Zum Mikroskopiren der feineren Strukturen reicht das Tageslicht nicht aus; ich habe deshalb regelmässig mit künstlichem Licht, Glühlicht, untersucht. Auch war es nöthig, die stärksten Vergrösserungen anzuwenden. Vorzügliche Oellinsen von Leitz und Hartnack mit nomineller numerischer Apertur von 1,30 erwiesen sich dabei noch als ausreichend, insofern als sie sich bezüglich der Definirung bei rother und blauer Grundfärbung glücklich ergänzten. Sie wurden aber bei weitem übertroffen durch Zeiss's neueste Oellinsen mit 1,25

und 1,40 Apertur, welche ich zur genauesten Untersuchung aller feinen Einzelheiten verwendet habe. Auf diese Weise gewann ich meine Ergebnisse und habe mich so oft mit diesen Linsen davon überzeugt, dass ich nichts von meinen positiven Befunden fallen lassen würde, sondern für alles einstehe.

Die folgenden Untersuchungen, welche sich hauptsächlich mit den sich heterotypisch theilenden Spermatocyten des gefleckten Erdsalamanders beschäftigen, verfolgen nicht den Zweck, die Vorgänge der Zelltheilung nochmals im Zusammenhange zu schildern, sondern sollen nur die von mir neu gefundenen Thatsachen vorführen und die zum Theil merkwürdigen Befunde mit den bereits bekannten Verhältnissen vergleichen und zu erklären suchen. Es handelt sich hierbei hauptsächlich um die Centrosomen selbst und ihre Beziehungen zum Fibrillensystem, um die Centralspindel und um die Struktur des Kerns. Die Abbildungen sind sorgfältig ausgesucht und auf das allernothwendigste Maass beschränkt worden, einmal weil ich der Meinung bin, dass die Beweiskraft der Abbildungen nicht von der Menge gleichartiger Figuren abhängt und dann, weil ich schon von anderen, namentlich von Meves, dargestellte Verhältnisse nicht unnöthig wiederholen wollte.

Ich wende mich zunächst zu der Schilderung der Protoplasmastruktur solcher Zellen, in denen sich der Kern im Stadium des dichten Knäuels befindet.

Hier ist regelmässig eine wohl begrenzte und gut differenzirte Sphäre vorhanden. Sie liegt etwas getrennt vom Kern, ist rundlich oder oval und häufig am Rande mit Zacken oder Einbuchtungen versehen. Ungefähr in ihrer Mitte, oft auch etwas excentrisch, liegen die Centralkörper. Sie sind schwarz und ziemlich scharf gefärbt, verhältnissmässig sehr klein, entweder dicht beisammen oder deutlich getrennt. An ganz kleinen Körperchen ist kaum über ihre Gestalt etwas sicheres zu entscheiden; an etwas grösseren findet man bucklige Hervorragungen. Gewöhnlich sind nur zwei Centralkörper vorhanden, mitunter aber kann man bei vorsichtiger Einstellung der Linse noch ein drittes Centrosom, welches bedeutend kleiner und schwächer gefärbt als die anderen ist, wahrnehmen. Eine dunklere Masse in der Mitte der Sphäre ist hier nicht zu sehen; das Innere der Sphäre ist gleichmässig hell gefärbt. Dagegen ist eine deutliche Randschicht

fast regelmässig vorhanden. Sie verhält sich hier ebenso, wie sie bereits mein Bruder beim Säugethierhoden [1]) beschrieben hat. In der schmalen, dunkler gefärbten Randschicht liegt ein aus feinen und dicht gelagerten Körnern bestehendes Stratum, manchmal ist auch noch ein zweites, dem ersteren dicht anliegendes zu finden (Fig. 1). Vielleicht ist dies regelmässiger vorhanden als ich behaupten kann, denn nur selten sind die Sphären so günstig angeschnitten, dass man sich über den feineren Bau Gewissheit verschaffen kann. Die Sphären sind bei diesem Stadium der Spermatocyten mit einem feinen, aber scharfen Contour umgeben, welcher keine Unterbrechungen zeigt. Ob man diesen Contour als Membran bezeichnen oder ansehen darf, darüber wird sich streiten lassen.

Es ist zunächst möglich, dass er von einem so feinen und dichten Körnerstratum gebildet wird, dass er als fortlaufende Linie imponirt. Es sind andererseits von verschiedenen Autoren wichtige Gründe angeführt worden, welche dafür sprechen, dass jener Contour eine Membran ist, so namentlich das Auftreten von geborstenen und auseinander gesprengten Sphären in den folgenden Stadien der Zelltheilung. Mir erscheint eine andere Thatsache wichtiger, nämlich das Vorhandensein einer deutlichen, an den Controsomen beginnenden, über die Grenzen der Sphäre hinaus in das Protoplasma reichenden Fibrillenstrahlung. Die centrirten, in's Zellplasma dringenden Fibrillen sind in diesem Stadium so häufig nachweisbar, dass man dieses Vorkommen als Regel ansehen muss. Wenn sich auch die in Rede stehenden Zellen meines Erachtens nicht mehr im vollständigen Ruhezustande befinden, so möchte ich doch auf das genannte Verhältniss einigen Werth legen, da es auf positiven Funden beruht und der Drüner'schen Behauptung [2]): „Es wird also nicht eine einzige Faser des Strahlensystems der Mutterzellen unverändert in den Organismus der Tochterzelle hinüber genommen", widerspricht, welche sich nur auf negative Befunde an ganz verwandtem Material bezieht. Denn an meinen Präparaten sind die Fibrillen, welche nach

---

1) Carl Niessing, Die Betheiligung von Centralkörper und Sphäre am Aufbau des Samenfadens b. Säugeth. Arch. f. m. Anat. Bd. 48.

2) Dr. L. Drüner, Studien über den Mechanismus der Zelltheilung. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft Bd. 20, pag. 309.

Drüner bei Beginn der Mitose erst aus den Centrosomen hervorwachsen und die Sphärenmembran sprengen und vor sich herstossen, bereits vorhanden und bis weit in's Protoplasma zu verfolgen, während die Sphäre noch von einem deutlichen Grenzcontour umschlossen ist. Beachtet man diesen Umstand, so ist es fraglich, ob man zu der Ansicht neigen kann, dass der Contour eine Membran ist, und ich möchte deshalb vorläufig auf diese Frage keine bestimmte Antwort geben.

Ich habe schon früher an anderem Material nachzuweisen versucht, dass in der Sphäre besondere Stoffe vorhanden sein müssen, dass sie mithin nicht einfach als ein dem übrigen Protoplasma gleichartiger, nur abgegrenzter Bezirk aufzufassen sei. Seitdem hat mein Bruder (l. c.) Beobachtungen an Säugethierspermatiden veröffentlicht, welche in meinem Sinne beweisend sind, und ich habe oben desgleichen gezeigt, dass auch an den hier untersuchten Sphären nicht einfach die Randschicht von einem Körnerstratum gebildet wird, sondern dass dieses vielmehr innerhalb einer specifisch gefärbten Grundsubstanz gelegen ist.

Ueber die Centrosomen habe ich in diesem Stadium etwas Genaueres nicht in Erfahrung bringen können, weil sie im allgemeinen viel zu klein sind.

Bei den folgenden Theilungszuständen ist die Veränderung der Sphäre eine geringe, sie legt sich dem Kern an und wird flacher; dies gilt für das Stadium des lockeren Knäuels. Es zeigen sich aber erhebliche Veränderungen an dem Mikrocentrum und der Sphäre der Spermatocyten, sobald deren Kern aus dem lockeren in den segmentirten Knäuel übergegangen ist. Die Centralkörper, welche jetzt fast ausnahmslos in der Zweizahl vorhanden sind, sind bedeutend grösser geworden, viele von ihnen haben eine viel besser erkennbare Maulbeerform, als dies bei den Zellen mit dichtem Knäuel der Fall war (Fig. 2).

Gut gelungene Präparate zeigen nun in Betreff der Centrosomen eine ganz auffallende Erscheinung. Die sogenannten Centrosomen lösen sich nämlich in eine Anzahl kleinster Körnchen auf. Diese Körnchen sind theilweise intensiv schwarz gefärbt, theilweise heller. Ihre Grösse ist sehr wechselnd, ebenso wie ihr Abstand von einander. Manche von ihnen sind grösser als mittlere Centralkörper der Spermatocyten mit dichtem Knäuel. Ueber die Anzahl kann man folgendes feststellen. Mitunter

lassen sich bei sehr gutem Licht und unter Benutzung aller optischen Hülfsmittel bei wiederholter sorgfältiger Untersuchung nur drei solcher Körnchen bei einem Centrosomen auffinden. Häufig aber sind vier mit Sicherheit zu zählen und manche Umstände, namentlich auch scheinbar in die Länge gezogene Körnchen, deuten darauf hin, dass die Anzahl wohl öfter noch grösser ist und auf 5 bis 6 Körnchen geschätzt werden muss. Die Körnchen einer Gruppe, d. h. eines Centrosoms, sind in der Regel ungleich gross, und zwar findet man gewöhnlich zwei davon erheblich grösser als das dritte oder die übrigen. Das Princip ihrer Lagerung ist das eines Kugelhaufens, d. h. die Körnchen sind unter Einhaltung eines gewissen Abstandes möglichst eng aneinander im kleinsten Raume angeordnet. Fast regelmässig stehen sie, und zwar die kleinsten mit den grössten, durch schwach gefärbte Substanzbrücken in Verbindung (Fig. 3. 4. 5. 6. 7).

Auch Prenant scheint schon wahrgenommen zu haben, dass die Centrosomen nicht immer solide Körper sind, er sagt[1]) z. B. „car j'ai vue plusieurs fois deux corpuscules (chacun double ou simple) offrant des connexions avec le protoplasme ambiant qui lègitimaient leur interpretation comme corps centraux." Doch kann ich nicht finden, dass er diese Wahrnehmung deutlich illustrirt oder ihr einen besonderen Werth beimisst.

Ehe ich in der Beschreibung meiner Befunde fortfahre, will ich versuchen, die Bedeutung der gefundenen Thatsachen klarzustellen. Es ist überraschend und meines Wissens, abgesehen von dem Prenant'schen Fall, sonst noch nicht beobachtet worden, dass mit dem Beginn der Centralspindelbildung ein Wachsthum und eine Ausdehnung der Centrosomen selbst stattfindet, ja, dass diese Centrosomen sich nicht mehr als solide Körper darstellen, sondern als ein Conglomerat kleinster Kügelchen von verschiedener Grösse. Woher stammen nun diese Kügelchen, oder wie sind diese entstanden? Der Erste, der überhaupt über die Entstehung der Centrosomen genauere Auskunft zu geben versucht hat, ist M. Heidenhain. Er behauptet, dass die Entstehung eines Centralkörpers aus einem anderen unter dem Bilde der Knospung stattfindet und zwar stellt er sich die Sache fol-

1) Prenant, sur le corpuscule central, Bulletin de la Société des Sciences de Nancy 1894, pag. 128.

gendermaassen vor; er sagt[1]): „Vielmehr bin ich jetzt dahin gekommen, die Sache so aufzufassen, dass ich das grösste Centrosoma für das älteste, das kleinste, das Centrosomation, für das jüngste nehme und die beiden kleineren von dem grössten her zu verschiedenen Zeiten entstanden denke.“ Heidenhain hat später diesen Satz aufrecht erhalten in seinen „Cytomechanischen Studien“ [2]) Kap. I, wie auch einen zweiten, ebenda Kap. I Nro. 11: „die Grössendifferenzen der Centralkörper entsprechen genau den Altersunterschieden.“ Ich stelle auch gleich wegen der folgenden Auseinandersetzung noch den nächsten Satz Nro. 12 hierher: „Bei Gelegenheit der Neubildung der Centralkörper entstehen zugleich die primären Centrodesmosen ...“. Ich habe schon früher kurz festzustellen versucht, dass Heidenhain keine Beweise für die Knospung beigebracht hat, dass vielmehr seine Figuren zu einer anderen Deutung nöthigen. Ich habe damals die Existenz einer primären Centrodesmose bestritten, wie dies auch Drüner (l. c.) gethan hat. Ich habe mich heut in diesem Punkte zu berichtigen. Bei meinen früheren Studien am Knochenmark des Kaninchens konnte ich nämlich in Betreff dieser Sache nicht zu der wünschenswerthen klaren Erkenntniss kommen. Meine Färbungen mit Bordeaux-Eisenhämatoxylin ergaben mir trotz schöner und distinkter Färbung der „Centrosomen“ in den Riesenzellen keine scharfen Färbungen der Centralkörper der Lymphocyten, zumal da ich regelmässig die Fibrillenstrahlung vermisste und in der Diagnose zweifelhaft war. Es ist mir dann später mit Vorfärbung durch Anilinblau gelungen die primären Centrodesmosen in grosser Anzahl darzustellen. Allein dies war für mich noch nicht beweisend. Ich griff wieder zu dem schon bearbeiteten Material, den lymphoiden Zellen der Salamanderleber und fand hier gleichfalls mit Anilinblau-Vorfärbung schöne grosse Mikrocentren mit deutlichen Centrodesmosen und, worauf es mir ankam, einer gut sichtbaren Fibrillenstrahlung nebst Sphäre. Jetzt konnte kein Zweifel mehr obwalten.

Ich bin nun genöthigt auf diese Befunde an dieser Stelle näher einzugehen, bevor ich mich zu den Centrosomenkörnchen

1) M. Heidenhain, Neue Untersuchungen über die Centralkörper etc. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 43, pag. 487.

2) Archiv f. Entwicklungsmechanik Bd. 1.

wende. Ich habe einige dieser lymphoiden Zellen aus der Salamanderleber in so starker, nicht schematischer, Vergrösserung abgebildet, dass alle Einzelheiten genügend deutlich erscheinen. Bei der ersten Zelle (Fig. 8) sieht man ein schönes Mikrocentrum, bestehend aus drei Centrosomen, das kleinste, etwas schwächer gefärbt, ist mit den beiden grösseren durch je eine Substanzbrücke verbunden. Die Fibrillen gehen hier, wie deutlich zu sehen ist, nicht von einem Mittelpunkte, sondern von den einzelnen Centrosomen ab. Es entspricht dies meiner früheren Behauptung, dass jedes Centrosom sein eignes Fibrillensystem hat. Ausserdem ist an dem grössten Centrosom eine kleine Auftreibung sichtbar, eine „Knospung" nach Heidenhain. Ich kann mich wegen der Kleinheit der Verhältnisse nicht dafür verbürgen, dass diese Hervortreibung wirklich ein Buckel des Centrosomen ist, es könnte ja auch ein viertes darüber oder darunter liegendes Centrosom sein. Die zweite Zelle (Fig. 9) zeigt fast genau das gleiche Verhältniss. Ebenso die dritte (Fig. 10), nur dass hier noch ein viertes (und vielleicht noch ein fünftes) Centrosom vorhanden ist, welches gleichfalls mit den beiden grössten je eine Centrodesmose hat. Bei allen drei Zellen finden wir, dass die beiden grössten Centrosomen nicht mit einander verbunden sind.

Vergleicht man zu diesen Befunden die Heidenhain'schen Sätze, so ergiebt sich sofort, dass hier eine Uebereinstimmung nicht zu erzielen ist. Denn Heidenhain sagt, dass die kleineren Centrosomen aus dem grössten zu verschiedenen Zeiten entstanden sind, und da bei der Knospung zugleich eine Centrodesmose entsteht, so muss jedesmal das grösste Centrosom mit dem zweiten sowohl als auch mit dem dritten oder vierten durch je eine Substanzbrücke verbunden sein. Das grösste Centrosom müsste also jedesmal am Scheitel des Winkels liegen und nicht das kleinste. Nun könnte man einwenden, die Färbung sei hier eine mangelhafte, die Centrodesmose zwischen dem grössten und dem zweiten Centrosom sei vielleicht in meinen Zellen vorhanden aber entfärbt. Dies ist höchst unwahrscheinlich, da ich eine solche Verbindung nie gefunden habe. Wenn ich aber den Einwand einen Augenblick gelten lasse, dann bleibt immer noch eine positive Thatsache zu Heidenhain's Behauptungen im Widerspruch, nämlich die Verbindung der beiden kleineren Centrosomen miteinander, welche ja eben nicht auseinander ent-

standen zu denken sind, also auch keine Desmose haben dürfen. Wenn man aber auch, was Heidenhain nicht thut, annehmen wollte, dass das grösste Centrosom das zweitgrösste erzeugt habe und dieses letztere das dritte, so sind auch auf diese Weise jene von mir gezeichneten Mikrocentren nicht erklärbar, denn dann müsste das zweitgrösste Centrosom am Scheitel des Winkels, welchen die Centrodesmosen bilden, stehen, was doch auch nicht zutrifft. Heidenhain sucht nun solche Mikrocenten, wie ich sie gezeichnet habe, dadurch zu erklären, dass er sagt, das dritte jüngste Centrosom trete seitlich zwischen den beiden andern aus und nehme die Centrodesmose mit, so dass diese nun das dritte Centrosom mit den beiden grössten verbinde, während die beiden grösseren Centrosomen hierdurch ihre direkte Verbindung verlieren. Diese Erklärung kann man wohl nicht im Ernst bei meinen Zellen anwenden wollen. Dann hätte man sich nämlich, wie ich meine recht gewaltsam, die Knospung so zu denken, dass das dritte Centrosom gerade an der Stelle des grössten entsteht, wo die Centrodesmose ansetzt. Dieser Desmosenansatz ginge dann auf das kleinste vollständig (!) über, so dass also das kleinste mit dem zweiten verbunden ist und durch die jetzt entstehende Centrodesmose auch mit dem ersten. So etwas ist aber nie beobachtet worden, im Gegegentheil, die Buckel und Hervorwölbungen bei meinen sowohl als auch bei den Centrosomen, welche Heidenhain selbst gezeichnet hat und für eine Knospung in Anspruch nimmt (Arch. f. m. A. Bd. 43. Taf. XXVI Fig. 27 K), sind an einer von der Centrodesmose ganz entfernt liegenden Stelle zu finden, beweisen also gerade das Gegentheil. Wem aber alle diese Gründe nicht stichhaltig erscheinen, der versuche das Mikrocentrum in Fig. 10 genetisch zu analysiren, es ist dies nach der Heidenhain'schen Hypothese nicht mehr möglich. Man kann es versuchen wie man will, immerhin ist eine Centrodesmose zuviel vorhanden. Mit einem Wort, die Sache stimmt nicht!

Ich meine also, dass ich mit guten Gründen an der Hand beweisenden Materials den Satz Heidenhain's, dass die Centrosomen durch Knospung oder Zweitheilung sich vermehren, vollständig widerlegt habe. Die Neubildung der Centralkörper findet nicht unter dem Bilde der Knospung statt, so einfach und natürlich dies auch geschienen hätte.

Der letzte Satz hat allerdings nur dann als Schlussfolgerung seine Berechtigung, wenn man den Satz „omne centrosoma e centrosomate" anerkennt und ferner die Centrodesmosen zugleich bei der Vermehrung der Centralkörper entstehen lässt, wie ich dies auch thue.

Dass man nämlich über diese beiden Voraussetzungen auch anderer Meinung sein kann, ist klar. So brauchten die Centrodesmosen gar nicht ursächlich mit der Entstehung der Centrosomen zusammenzuhängen. Sie könnten etwa viel später entstehen und der optische Ausdruck für verschmolzene später gewachsene Fibrillen sein. Was andrerseits die Neuentstehung von Centrosomen ohne Eltern betrifft, so hat sich bereits M. Heidenhain darüber geäussert. Er ist zu dem Schlusse gekommen die Möglichkeit der Entstehung von „Centrosomen neuer Bildung" zuzugeben (pag. 655. A. f. m. A. Bd. 43). Damit ist aber eigentlich nichts weiter gesagt, als dass hier die Beobachtung eine Lücke aufweist und man nicht zur Auffindung von beweisenden Thatsachen gekommen ist. Ich komme weiter unten noch auf diese Punkte zurück.

Das Problem der Entstehung, beziehungsweise der Vermehrung der Centrosomen ist also von Heidenhain noch keineswegs gelöst worden, im Gegentheil, es ist gezeigt worden, dass gerade der von ihm eingeschlagene Weg nicht gangbar ist.

Zur Lösung dieses Problems kehre ich nun wieder zu den Spermatocyten des Salamanders zurück, zunächst mit der Frage, dürfen wir auch für den Salamanderhoden die Knospung der Centrosomen leugnen, dürfen wir ohne weiteres die Folgerungen aus den Befunden bei den Lymphocyten auf die Spermatocyten übertragen? Ich meine, dass ich wenigstens in dem vorliegenden Falle die Frage einfach bejahen kann. Die weitere Darstellung wird dies, denke ich, rechtfertigen.

Ich habe also, wie schon ausgeführt, beobachten können, dass die Centrosomen der Spermatocyten mit dichtem Knäuel kleine, scheinbar einfache solide Körnchen sind, dass sie aber schon beim segmentirten Knäuel bedeutend an Umfang gewachsen und nun nicht mehr solide Körper, sondern Gruppen kleinster Körnchen darstellen. Da wir hier kurz aufeinander folgende Entwicklungsstadien derselben Zellen vor uns haben, so ist damit erwiesen, dass die Centrosomen sich zu dem genannten Um-

fange aus den vorher gefundenen kleinsten Körperchen, den Centrosomen beim Stadium des dichten Knäuels, entwickelt haben. Als Uebergang dazu kann die Maulbeerform gelten.

Wie haben wir uns nun die Entstehung der Körnchen nebst Substanzbrücken in einem Centrosom zu denken? Ich verweise hier auf eine kurze Auseinandersetzung in einer früheren Untersuchung, und erlaube mir hier einen Satz daraus zu citiren[1]). „Man wird unwillkürlich dahin geführt, sie (die Centralkörper) als Körperchen zu betrachten, welche aus einer grossen Anzahl feinster Körnchen bestehen, welche unter sich und mit den Ursprüngen der Fibrillen durch ein enges Netz verbunden zu denken sind.“ Damals, als ich dies schrieb, hatte ich immer noch die Möglichkeit einer einfachen Zweitheilung der Centrosomen im Auge und bei einer Zweitheilung ergeben sich ja auch keine Schwierigkeiten, diese fangen erst an bei dem Vorhandensein von drei oder mehr Centrosomen.

Die von mir gefundenen Körnchengruppen der Centrosomen mit ihren Substanzbrücken verhalten sich nun morphologisch ganz wie die Centrosomen mit ihren Centrodesmosen. Auch die Lagerung derselben zeigt sofort eine ausgesprochene Aehnlichkeit mit den Mikrocentren Heidenhain's. Wir können, ohne auf die geringste Schwierigkeit zu stossen, uns die sonst als solide imponirenden Centralkörper schon aus solchen Körnchen zusammengesetzt denken, die durch ein mehr oder weniger dichtes Netzwerk verbunden sind. Lassen wir so zusammengesetzte Centralkörper wachsen, dann werden sich durch Wachsthum der einzelnen Körnchen, sowie des sie verbindenden Netzes, die Körnchen vergrössert, auseinandergerückt und durch Substanzbrücken verbunden darstellen, ganz so wie ich sie beobachtet und gezeichnet habe. Dann haben wir nicht eine Knospung eines Körnchens aus dem andern, sondern ein gleichzeitiges Entstehen einer Anzahl solcher Körnchen mit ihren bereits vorher vorhanden gewesenen Verbindungen. Kleine und grosse Körnchen sind also alle gleich alt! Wenn nun diese einzelnen Körnchen ungleich gross und ungleich gefärbt zur Beobachtung kommen, so dürfte dies ein Zeichen sein, dass wir in diesen Körnchen eben noch lange nicht die Einheiten zu erblicken haben, aus denen die

---

1) G. Niessing, Zellenstudien. Arch. f. m. Anat. Bd. 46, p. 152.

Centralkörper bestehen, sondern man darf voraussetzen, dass diese Einheit bedeutend kleiner ist, und dass jedes isolirt sichtbare Körnchen eine verschiedene Anzahl solcher Einheiten und vielleicht auch in verschieden dichter Anordnung enthält.

Es ist nun das weitere Schicksal dieser Körnchen-Gruppen leicht zu verfolgen. Je eine Gruppe kommt bei der Zelltheilung als Centrosom an einen Spindelpol und nach der Theilung wird sie zum Mikrocentrum der jungen Tochterzelle. Die in meinen Zellen sichtbaren Körnchengruppen sind also schon fertig gebildete Mikrocentren der späteren Tochterzellen.

Damit ist also eine ganz andere als von M. Heidenhain dargestellte Vermehrung der Centrosomen gegeben. Ein jeder Centralkörper enthält demnach schon in sich fertig die zukünftigen Centralkörper, welche vorläufig in Gestalt kleinster Körnchen vorhanden sind und später durch einfaches Grössenwachsthum und Auseinanderrücken zur Selbständigkeit kommen.

Wir werden hiernach vor eine principielle Frage gestellt. Welches von den Gebilden haben wir als Centralkörper anzusprechen? Ich habe in der bisherigen Darstellung die Heidenhain'sche Nomenclatur benutzt, da ich Beobachtungen vorzuführen hatte, die direkt mit den seinigen vergleichbar waren, ob mit Recht, das sollen die nächsten Zeilen zu zeigen versuchen.

Es hat sich schon durch die angeführten Thatsachen und Erörterungen gezeigt, dass der Centrosomenbegriff Heidenhain's ein unsicherer ist, deshalb, weil Heidenhain von dem Grundsatze ausgeht, dass das Centrosom ein morphologisch einheitlicher, nicht mehr theilbarer Körper ist. Diese Unsicherheit ist schon durch andere Untersuchungen festgestellt worden. So hat Boveri bereits ausführlich auseinandergesetzt[1]), dass Heidenhain mit Unrecht die Körnchengruppe in den Lymphocyten als Mikrocentrum bezeichnet hat; sie stellt nach Boveri das Centrosom dar.

Lenhossék[2]) fand in den Spinalganglien auch Körnchen-

1) Boveri, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigelei's nebst allgemeinen Betrachtungen über Centrosomen und Verwandtes. Verhandl. der physik. medic. Gesellschaft zu Würzburg Bd. 39. 1895.

2) M. v. Lenhossék, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglien des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 46. 1895.



haufen mit einer Zwischensubstanz, in welche diese Körnchen eingebettet liegen. Er kommt zu dem Schlusse (p. 361): „Somit scheint mir die eigentlich wirksame Einheit nicht in dem Einzelkorn, sondern in der Gesammteinheit der Körnchen gegeben zu sein, einschliesslich der sie miteinander verbindenden Masse."

Er hält also das Ganze für das Centrosoma. Ich muss auch hier auf meine schon mehrmals citirte frühere Untersuchung verweisen, wo ich die Centralkörper folgendermaassen definirt habe: „Centralkörper sind Zellorgane in Gestalt kleinster Körnchen, welche die Ursprungspunkte der Protoplasmafibrillenstrahlung bilden."

Man kann den Begriff des Centralkörpers nicht anders fassen, als im Zusammenhang mit dem Fibrillensystem. Ein Centralkörper ohne Fibrillensystem hat als Zellorgan offenbar gar keine Bedeutung. Er würde nicht im Stande sein, die Zelle zur Theilung zu bringen oder überhaupt eine mechanische Wirkung in der Zelle auszuüben, und gerade davon hat er doch den Namen erhalten. Finden wir daher Centralkörper ohne Fibrillen, so müssen wir uns fragen, ob nur die Fibrillen unsichtbar sind, oder ob wir hier gewesene Centralkörper, jetzt rudimentäre Gebilde vor uns haben. Ich glaube nicht, dass man dagegen einwenden könnte, auch ein ganz nacktes Centrosom könne jederzeit ein Fibrillensystem aussenden, d. h. aus sich entstehen lassen. Denn es wäre dabei zu berücksichtigen, dass ein nacktes Centrosom dadurch, dass es keinen Stützpunkt mehr hat, um sich seine Lage in der Zelle zu sichern, leicht von einem wachsenden Kern beiseite geschoben werden könnte, und dass nun ein jetzt erst hervorschiessendes Fibrillensystem wohl kaum noch den mechanischen Zweck einer geordneten Action erfüllen könnte.

Der Annahme, dass die Centrosomen überhaupt jemals in einer lebenden und zu einer ferneren Theilung befähigten Zelle ganz der Fibrillen beraubt sind, also ganz nackt im Zellplasma liegen, stehen noch verschiedene Bedenken entgegen. Einmal müsste eine Anzahl Fibrillen bei einer neuen Emanation um den Kern herumwachsen — denn dass centrirte Fibrillen um den Kern biegen, halte ich jetzt für ausgemacht — und sich an der entgegengesetzten Zellwand einen Anheftungspunkt suchen; ferner aber müssten diese über den Kern gespannten Fibrillen sich alsbald verkürzen und selbständig spannen, bis sie die von Heiden-

hain definirte „ursprüngliche“ Länge erreicht haben, wenn man das Heidenhain'sche Spannungsgesetz gelten lässt. Es ist schwer einzusehen, wie dieser Vorgang bewerkstelligt werden sollte. Wir sind aber durch keine Thatsachen genöthigt, die Existenz des Radiensystems in einer Zelle zu irgend einer Zeit zu leugnen, ausser durch negative Befunde, und eben diese sind doch nicht beweiskräftig. Ich meine also, dass man wohl mit nackten Centrosomen überhaupt nicht rechnen darf. Sind sie wirklich nackt, dann sind es keine Centrosomen mehr, sondern Rudimente.

Nun ist es klar, dass ein centrirtes Fibrillensystem nur einen mechanischen Mittelpunkt haben kann. Es ist ferner genügend bekannt, dass durch das Auftreten der Spindel zwei mechanische Centren mit zwei Fibrillensystemen gegeben sind. Es ist daher, wie Boveri dies richtig schliesst (l. c.), jedes an einem Spindelpol sich befindende mechanische Centrum als Centrosoma zu bezeichnen.

In den ruhenden Zellen sind im Mikrocentrum die Körperchen, welche wir später in verschiedener Anzahl an den Spindelpolen finden, noch zu einem mechanischen Centrum verbunden. Wenn nun auch sicherlich bereits zwei Gruppen darin vorhanden sind, welche später an je einen Spindelpol treten, so sind diese Gruppen doch noch nicht dem Beobachter als solche kenntlich, so lange die Centrodesmose die Körnchen untereinander verbindet. Wenn nun Heidenhain sich darauf beruft, dass wir in einem solchen mechanischen Centrum ja bereits die späteren Centralkörper in deutlich abgegrenzter Gestalt vor uns fertig gebildet sehen, also mit Recht schon diese Körper Centrosomen nennen dürfen, so werden wir in Consequenz dieser Auffassung zu einem Nonsens geführt, wenn wir die von mir dargestellten Zellen mit segmentirtem Knäuel betrachten. Da hätten wir nach Heidenhain zwei Centralkörper und in jedem derselben wieder eine Anzahl Centralkörper. Wir würden also die Theile des Ganzen mit demselben Namen bezeichnen müssen, wie das Ganze selbst, was doch nicht angeht!

Es bleibt meines Erachtens nur zweierlei übrig, entweder nach dem Heidenhain'schen Princip alle morphologisch nicht mehr zerlegbaren Körnchen mit Centralkörper zu bezeichnen und die „Gruppen“ von Körnern, welche mechanische Centren bilden,

mit besonderen Namen zu belegen, oder für diese Gruppen die Bezeichnung Centrosomen zu reserviren und die einzelnen Körner desselben mit besonderem Namen zu benennen. Es fragt sich, welches von beiden zweckmässiger und durchführbar ist.

Wenn wir nämlich auch, wie Heidenhain richtig sagt, die Begriffe und Namen stets in demselben Sinne verwenden sollen, wie sie der Autor gebraucht hat, der diese Namen eingeführt hat, so lässt sich doch dieser Grundsatz nicht immer festhalten, namentlich dann nicht, wenn spätere Untersuchungen zeigen, dass der Urheber des Namens die vielen Consequenzen unmöglich hat voraussehen können, welche an anderem Material nach seinem Vorgang gezogen werden müssen, wie im vorliegenden Fall.

Dass aber wirklich Begriffe wechseln, das ist gar keine Seltenheit. So verstehen wir heute unter Attractionssphäre etwas ganz anderes als van Beneden darunter verstanden hat. Es fragt sich nun, ob wir unter allen Umständen an der van Beneden-schen Definition der Centrosomen festhalten müssen. In diesem Falle wäre die Heidenhain'sche Nomenclatur sicher falsch, denn van Beneden sagt ausdrücklich, dass das Centrosom ein Körnchenhaufen sei, „ce corpuscule est formé par un amas de granulations". Davon ist garnichts abzuhandeln! Andrerseits ist es aber gar keine Frage, dass schon sehr viele Autoren die Heidenhain'sche Nomenclatur bewusst oder unbewusst angenommen haben und wahrscheinlich auch für die Zukunft beibehalten werden, sodass, wenn hierin eine Aenderung einträte, leicht eine grosse Verwirrung hervorgerufen werden könnte.

Die Boveri'sche Centrosomendefinition erscheint theoretisch gut, ist aber für die Praxis zu wenig verwendbar. Ich komme darauf noch zurück. Jedesfalls hat Waldeyer sehr recht, wenn er sagt[1]): „Wir sind aber noch weit entfernt, über den Begriff, den wir mit dem Centrosoma verbinden sollen, klar zu sein." Und ich kann hier hinzufügen, wir sind jetzt weiter davon entfernt als vorher. Ich muss deshalb darauf verzichten, eine Definition der Centrosomen zu geben und bemerke, dass ich von der Bezeichnung Centrosoma denselben Gebrauch machen werde wie bisher, ohne befürchten zu müssen, nicht verstanden zu werden.

---

1) Waldeyer, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche med. Wochenschr. 1895.



Die von mir gefundenen Körnchen, aus denen zusammengesetzt sich die Centrosomen bei geeigneter Präparation darstellen, nenne ich „Centrosomenkörnchen“.

Ich komme nun zurück auf die Spermatocyten mit segmentirtem Knäuel. In diesen finde ich also die Centrosomenkörnchen. Diese Körnchen sind untereinander, also innerhalb des Centrosoms, durch gefärbte Substanzen verbunden. Diese Brücken, die ja dem Wesen nach wohl dasselbe vorstellen wie die „Centrodesmosen“, aber nicht mit diesem Namen belegt werden dürfen, verbinden nun nicht jedes Körnchen mit jedem andern, sondern scheinen ohne bestimmte Regel angeordnet zu sein. Sich kreuzende Desmosen konnte ich bei den Centrosomenkörnchen nicht finden (Fig. 3, 4).

Vergleichen wir nun nochmals die von mir supponirte Entstehung der Centrosomen und im Zusammenhange damit die der Centrosomenkörnchen, so sind alle Schwierigkeiten verschwunden. Wir sind darnach nicht mehr genöthigt, den verschieden grossen Centrosomen oder deren Körnchen ein verschiedenes Alter und damit auch eine verschieden starke Färbbarkeit zuzuschreiben. Diese Zustände finden ihre Erklärung in der verschieden dichten Anordnung und der in einem Körnchen enthaltenen Anzahl der kleinsten Elemente. Es fällt auch jede Schwierigkeit fort, die verschiedene Anordnung der Desmosen zu erklären; denn es ist anzunehmen, dass uns viele Verbindungen wegen ihrer Zartheit bei bei der Untersuchung nicht sichtbar werden, und dass die sichtbaren eben die stärksten sind. Wir finden also alle vorgekommenen Stellungen und Verbindungen der Centrosomen und ihrer Körnchen im vollsten Einklange mit der gegebenen Entstehungsweise.

Was die von Heidenhain so genannten „primären Centrodesmosen“, also die Verbindungsbrücken der Centrosomen untereinander angeht, so haben sie natürlich bei einer sich theilenden Zelle keinen langen Bestand, denn es erscheint sehr bald zwischen den beiden sich von einander entfernenden Centralkörpern eine Centralspindel oder wie sie M. Heidenhain nennt, die „secundäre Centrodesmose“. Wir stehen hier nun vor einer neuen Schwierigkeit, nämlich vor dem Problem: woraus entsteht die Centralspindel?

Drüner bestreitet die Existenz der primären Centrodes-

mosen und behauptet, dass die Centralspindel erst ziemlich spät in ihrer eigentlichen mechanisch wirksamen Gestalt entsteht, nämlich erst durch das Wachsthum der von den Centrosomen ausgesandten Fibrillen und durch deren Anheftung mit einander oder am andern Pol. Heidenhain hingegen sieht in seiner primären Centrodesmose direkt die Anlage der Centralspindel, beziehungsweise diese letztere selbst. Heidenhain sagt (Neue Untersuchungen etc. p. 672): „... wenn ein Centralkörper am andern durch Knospung entsteht, dann erscheint zwischen ihnen als eine sichtbare primäre Centrodesmose die Anlage der Centralspindel ...“ Ferner pg. 480: „Hierüber kann ich sagen, dass in den relativ seltenen Fällen, in denen ich die Centrosomen um eine Strecke von 1 bis 2 μ von einander entfernt vorfand, zwischen beiden ein dunkler Streifen, eine Substanzbrücke sichtbar war.... Dieser Streifen ist offenbar die junge Spindelfigur Hermann's.“ ...

Prenant[1]) bestreitet, dass diese Auffassung, die sich in dem Schlusssatze Heidenhain's ausspricht, neu ist, er sagt: „Cette conclusion, soulignée par Heidenhain, n'est neuve que pour le cas particulier des lymphocytes etc.“ Gleichwohl meine ich, dass Heidenhain doch den ersten Versuch eines gründlichen Beweises für diese Auffassung unternommen hat. Heidenhain sagt dann ferner in Ergänzung zu seiner früheren Arbeit über Centralkörper und zur Abwehr von Drüner's Angriffen in seinen Cytomechanischen Studien p. 483: „Ich habe nun das Auseinanderweichen der Tochtermikrocentren im ersten Anfange der Mitose nicht beobachtet (l. c. p. 480), — das bezieht sich auf die eben angeführte Stelle aus „Neue Untersuchungen etc.“, Verf. — dagegen habe ich junge Spindelfiguren in Gestalt eines sich zwischen den Tochtermikrocentren ausspannenden dunklen Streifens von 1—2 μ Länge aufgefunden. Ich glaube nun, dass noch Niemand jüngere Centralspindeln gesehen hat...“ Heidenhain giebt hier eine Lücke in der Beobachtung zu, und ich kann nicht anders als Drüner's Behauptung bestätigen, dass es nur eine Vermuthung Heidenhain's ist, dass seine dunkel gefärbten Streifen von 1—2 μ Länge der jungen Spindel Hermann's entsprechen. Zunächst ist hierüber zu sagen, dass

---

1) Prenant, sur le corpuscule central, Bulletin de la Société des sciences de Nancy 1899, pag. 142.

ein Blick in die neuere Litteratur zeigt, dass die von Hermann wiedergegebene kleinste von ihm beobachtete Spindel durch andere viel kleinere übertroffen wird (vgl. Meves, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, dieses Archiv Bd. 48). Aber auch die Hermann'sche Spindel dürfte von Heidenhain nicht herangezogen werden können. Hermann sagt selbst darüber[1]): „Ich habe oben angegeben, dass die während des Spiremstadiums auseinanderrückenden Centrosomen durch eine lichte Brücke mit einander in Verbindung stehen; diese bildet sich nun zu einer äusserst zierlichen kleinen Spindel um etc." Heidenhain kann doch nun unmöglich behaupten, dass seine „dunklen Streifen" identisch mit Hermann's „lichter Brücke" sind, und sie sind es auch ganz gewiss nicht. Die lichte Brücke Hermann's ist nämlich eine ausgebildete Spindel, Hermann hat sie nur nicht gut genug beobachten können (vgl. die Abbildungen von Meves l. c.). Denn bei diesen frühen Theilungsstadien der Spermatocyten findet man thatsächlich regelrechte Centralspindeln von weit geringerer Grösse. Die kleinste, welche ich beobachten konnte, ist bei diesen mächtigen Zellen nur 0,4 μ lang (Fig. 5). Nun scheint dies vielleicht doch eine Bestätigung von Heidenhain's Behauptungen, dies ist aber nicht der Fall. Man findet nämlich anderseits primäre Centrodesmosen von viel grösserer Länge als die kleinsten Centralspindeln sind. Eine Verwechselung aber zwischen Centrodesmose und Spindel scheint mir bei geeigneter Färbung kaum möglich zu sein, da die Desmosen stets dunkel, die Spindeln dagegen stets hell, beziehungsweise ungefärbt in Erscheinung treten. Es sind darum ihrem Aussehen nach Centralspindel und primäre Centrodesmose zwei ganz verschiedene Dinge.

Ich halte es nicht für unbedingt nöthig, dass man bei einer Centralspindel wirkliche Fasern von Pol zu Pol ziehen sehen muss, es ist sogar die Frage, ob diese Fasern das Wesentliche der Spindel darstellen. Die Form und die negative Färbung, sowie eine eben bemerkbare Faserrichtung genügen meines Erachtens schon zur Diagnose. Prenant (l. c.) zeichnet auch einige „Centrodesmosen" in seiner Fig. 20. Leider sind seine

---

1) Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Dieses Archiv Bd. 37, pg. 574.

Figuren derartig gehalten, dass es für einen dritten schwer ist, sich ein eigenes Urtheil über die Beweiskraft derselben zu bilden. Doch wird man auch hier geneigt sein, die linke Desmose in Fig. 20 für eine Spindel zu halten, bei Fig. 18 u. 19 dürfte es fraglich sein, ob man die Gebilde für Desmosen oder Spindeln halten soll. Prenant selbst hält beides für Desmosen, obgleich die Brücke in Fig. 19 über 2 Drittheile des Kerndurchmessers lang ist.

Für die Spermatocyten ist es jedesfalls erwiesen, dass man sehr kleine Centralspindeln und wiederum sehr lange Centrodesmosen zu Gesicht bekommt. Und es entsteht nun die Frage, sind diese beiden Gebilde identisch wie Heidenhain meint? Dem Aussehen nach nicht, das ist klar, denn sie sind grundverschieden, das eine weiss und das andere schwarz, und die Logik lehrt ja: ein gewisses Etwas kann das Gegentheil von sich selbst nicht sein. Immerhin wird man nicht anders urtheilen können, als die primäre Centrodesmose wenigstens für den Ort und die Substanz zu halten, an deren Stelle später die Centralspindel tritt; jedesfalls ist die Centrodesmose das Frühere. Dies ist eigentlich alles, was ich darüber erforschen konnte, und ich glaube nicht, dass hier eine Lücke in der Beobachtung liegt. Es ist hier eben eine Grenze gezogen, wenigstens bei diesem scheinbar ausgiebigen Material, und wir sind genöthigt, zu Hypothesen unsere Zuflucht zu nehmen und aus anderen Thatsachen hier verwerthbare Schlüsse zu ziehen.

Ich deutete bereits oben an, dass es fraglich ist, ob wir in den Fasern der Centralspindel das Wesentliche derselben zu sehen haben und behalte mir vor, weiter unten hierauf zurückzukommen. Ich will aber jetzt schon sagen, dass wir meines Erachtens in den Spindeln vieler Gewebs- und mancher Geschlechtszellen ausser den die Pole verbindenden Fasern noch eine besondere specifische Grund- oder Zwischensubstanz haben, und dass somit die Spindeln nicht einfach Fibrillen sind, sondern besondere Körper mit contractilen Werkzeugen, den Fibrillen, ausgestattet zum Zwecke von Gestaltveränderungen und überhaupt mechanischen Wirkungen. Mit dieser Auffassung dürfte einzusetzen sein bei der Erklärung des Auftretens von Desmosen und Spindeln. Ich meine nun, worüber unten näheres, dass wir in den Desmosen das Faserwerk zu sehen haben, aus dem die Spindelfasern des späteren Spindel-

körpers gebildet werden, dass dieser selbst aber aus einer besonderen specifischen Substanz hervorgeht.

Diese Erklärung ist das Bindeglied zwischen den verschiedenen Auffassungen über die Entstehung der Centralspindel. Drüner's Befunde von den sich erst neu bildenden und dann verschmelzenden Fibrillen bei der Entstehung der Centralspindel, kann ich nicht zu erklären versuchen, da sie negativer Natur sind. Ebensowenig bin ich in der Lage eine Erklärung für die Rawitz'sche[1]) Darstellung der Spindelentstehung geben zu können, weshalb ich es unterlassen möchte, darauf näher einzugehen.

Mit dem Auseinanderrücken der Centrosomen muss nun auch eine Veränderung der vorher vorhandenen Sphäre eintreten. Hier muss ich die Schilderung von Meves[2]) bestätigen, welcher angiebt, dass die Sphäre flach wird und sich dem Kern anlegt, um bald darauf, wenn der Kern in den Zustand des segmentirten Knäuels eintritt, zu zerfallen. Man findet in diesem Stadium dunkle grössere Brocken in der Nähe der kleinen Spindel und kann diese als Reste der zersprengten Sphäre deuten. Welche Kräfte die Auflösung der Sphäre bewirkt haben, ist nicht zu entscheiden. Meves führt sie auf die Emanation neu, von den Centrosomen aus, gebildeter Fibrillen zurück. Ein Vergleich der Zellen mit Sphäre und derjenigen mit junger Spindel könnte diese Annahme scheinbar bestätigen, da in den Zellen mit Spindel ein weit deutlicheres Fibrillensystem vorhanden ist als in den Zellen mit Sphäre. Allein wir dürfen nicht vergessen, dass negative Befunde nur eine bedingte Beweiskraft haben.

Deshalb mag ich nicht behaupten, dass die beim Stadium der jungen Spindel in grösserer Anzahl sichtbaren centrirten Fibrillen erst jetzt neuerdings entstanden sind und zwar durch einfaches Hervorspriessen aus den Centralkörpern, da ich überhaupt die Möglichkeit dieser zuletzt angedeuteten Entstehungsart neu zu bildender Fibrillen bezweifle. Ich nehme vielmehr an, dass die Fibrillen beim Beginn der Theilung stärker in Erscheinung treten, weil sie gegen früher dicker geworden und centrirt sind. Die Zelle geht ja jetzt in einen Zustand über, in welchem sich be-

---

1) Rawitz, Untersuchungen über Zelltheilung, Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 47.

2) Meves, Waldeyer's Archiv Bd. 48.

deutende mechanische Effecte in ihr abspielen und diese werden doch offenbar hauptsächlich durch das für einen solchen Zweck bestehende Fibrillensystem erzeugt. Ist es da nicht natürlich, dass diese Fibrillen, wenn sie anfangen sollen in Thätigkeit zu treten, durch stärkere Nahrungsaufnahme ihr Volumen vergrössern und nun als gröbere Fasern sichtbar werden? Diese Erklärung scheint mir natürlicher als hier eine Neubildung der Fibrillen durch Emanation anzunehmen Man müsste nämlich in diesem Falle erwarten, dass diese neu hervorschiessenden Fibrillen zur Erreichung ihres Zweckes in schnurgerader Linie vorwärtsdringen und jedes Hinderniss auf diesem Wege durchbohren oder bei Seite schieben, da man ja auch thatsächlich verbogene Fibrillen nicht zu Gesicht bekommt! Eine solche Steifigkeit diesen zarten Gebilden beizumessen dürfte man aber doch Bedenken tragen.

Die Auflösung der Sphäre kann auch durch verschiedene andere Kräfte bewirkt werden, vielleicht sogar, was sehr wahrscheinlich ist, durch Verbrauch zum Wachsthum der Spindel und Fibrillen. Hierbei lasse ich die Frage ganz offen, ob jene Brocken in der Nähe der Spindel überhaupt von der Sphäre herstammen wie Meves nach dem Vorgange Drüner's annimmt. Thatsache ist, dass ausser mit der Sphäre auch eine Veränderung mit den Mikrosomenstraten, die vorher in ihr sichtbar waren, vor sich gegangen ist. Diese Mikrosomenstrata sind verschwunden, und was aus ihnen geworden ist, dafür fehlt jeder thatsächliche Anhalt.

Dass zu irgend einer Zeit in der Zelle centrirte Fibrillen neugebildet werden, ist sicher. Wenn ich nun eine Neubildung in Form einer Emanation bestreite, so wird man fragen, wie ich mir eine Neubildung auf eine andere Weise vorstelle. Die Sache ist, wie mir scheint, einfach erklärbar. Es giebt viele Zellen, in denen man Verästelungen der Fibrillen wahrnehmen kann. Recht deutlich und unzweifelhaft habe ich dies gefunden an den Polstrahlen im Stadium des Muttersterns in den Samenzellen des Salamanders. Steht dies fest, so haben wir schon die Art der Faserneubildung vor Augen. Denken wir uns, dass beim Wachsthum der Zelle auch die Zellgrenzschicht wächst, also früher dicht beisammen gelegene Punkte derselben ihre Entfernung vergrössern, so ist es zu verstehen, dass eine Fibrille, die doch immerhin nicht an einem mathematischen Punkte der Zell-

grenzschicht, sondern an einer Stelle, die eine gewisse räumliche Ausdehnung hat, wahrscheinlich sogar stets unter Vermittelung von Mikrosomen sich befestigt, bei einer Verbreiterung ihres Ansatzpunktes oder durch Zweitheilung des mit ihr verbundenen Mikrosoms an der Zellgrenzschicht sich spaltet. Zuerst entsteht hierdurch eine Verästelung, später eine vollständige Längspaltung der Fibrille. Immerhin ist es auch denkbar, dass nicht centrirte Fasern des Protoplasmas, und solche giebt es ja sicher, wie allgemein zugestanden wird, welche offenbar hier und da mit den centrirten Fibrillen Verbindungen eingehen, durch Contraction gewisser zum Centrum führender Fasern zu centrirten Fasern umgebildet werden können. Solche Möglichkeiten, meine ich, kann man zugeben, ohne den Thatsachen Zwang anzuthun, Aber ein Schwinden sämmtlicher centrirter Fibrillen mit vollständiger Isolirung der Centralkörper und eine danach folgende Emanation neugebildeter Fibrillen scheint mir unter allen Umständen unannehmbar. Auch solche Fälle, welche scheinbar eine solche Emanation neuer Fibrillen direkt beweisen — ich habe hierbei im Sinn die Bildung von centrirten Fibrillen in Eiern, welche soeben befruchtet worden sind — sind wohl doch anders zu erklären. Wenn hier auch ein nacktes Centrosom in die Eizelle tritt, so findet es doch schon ein fertiges Plasmanetzwerk in der Eizelle vor und braucht sich nur mit diesem zu verbinden. Dass ein solches Plasmanetzwerk vor dem Eintritt des Samenfadens im Ei existirt, ist zweifellos. Ja, dieses Netzwerk ist jedesfalls schon centrirt oder wenigstens zu einer geordneten mechanischen Leistung fähig, das wird bewiesen durch Beobachtungen, wie sie Rudolf Fick[1]) geschildert hat. Die Bewegung des Keimbläschens nach der Oberfläche des Eies, die Spindelbildung und Ausstossung des Richtungskörperchens, das sind mechanische Effecte, welche vor dem Eintritt der Spermien geschehen und doch eine Ursache haben müssen. Fick sagt selbst (l. c. p. 542), dass die Richtungsspindelfasern mit ihrem einen Ende am Plasmanetzwerk der Zelle inseriren. Es bedarf also offenbar nur eines Centralorgans, eines Centralkörpers, um dieses Netzwerk in kurzer Zeit zu centriren.

---

1) Rudolf Fick, Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotlei's. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie Bd. 56. 1893.

In dieser Zeit der Zellveränderung, also im Beginn der Spindelentstehung, ist eine bereits von Meves hervorgehobene Thatsache zu bemerken. Der Kern schwillt auf, er wird grösser und legt sich mehr oder weniger an die Zellgrenzschicht an. Beziehungen zwischen Kern und Centrosomen sind bis zu dieser Zeit nicht mit Bestimmheit nachzuweisen. Ich habe mich über diesen Punkt bereits früher ausgelassen und solche Beziehungen theils aus theoretischen Gründen gefolgert, theils aus gewissen Befunden geschlossen, allein wirkliche Thatsachen, welche direkt beweisend sind, habe ich auch jetzt nicht auffinden können.

Wir stehen aber in diesem Zeitpunkte des Auseinanderrückens der Centrosomen vor einem, wie ich meine, in hohem Grade wichtigen Akte der Zelltheilung, nämlich vor der Frage, wie eine Verbindung zwischen den Centrosomen und den Chromosen hergestellt wird, vor der Frage der Entstehung der Mantelfasern.

In der Litteratur finde ich über diesen Punkt sehr wenig. Die meisten Autoren vermeiden es überhaupt, diese Frage anzuschneiden, andere gehen ihr nicht auf den Grund. Soweit ich sehe hat nur Hermann[1]) mit einem kühnen Griff die Lösung versucht. Er sagt (l. c. p. 575) „Ist nun die junge Spindel ungefähr zum Doppelten (Fig. 5) oder Dreifachen ihrer Länge herangewachsen, so treten plötzlich von den Centrosomen ausgehende Fibrillenstrahlungen zu Tage (Fig. 6, 7). Man beobachtet dann, dass, und zwar constant, stets zuerst von einem der beiden Centrosomen ein mächtiges Bündel ausgeht, dessen feinste, ziemlich glattrandige Fäserchen divergent auseinanderstrahlend, sich an den Chromatinschleifen ansetzen und zwar derart, dass mit dem einzelnen chromatischen Element stets eine grössere Anzahl von Fäserchen in Verbindung tritt."

Hermann's Auseinandersetzung lässt an Deutlichkeit und Bestimmtheit nichts zu wünschen übrig. Er fügt dann, von der Möglichkeit sprechend, dass die Mantelfasern aus Kernfasern entstünden, mit derselben Bestimmheit hinzu (pag. 576): „Ich möchte jedoch von vornherein dem Einwurf begegnen, dass es etwa diese achromatischen Kernfasern seien, die sich als Fibrillenbündel an

1) Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Waldeyer's Archiv Bd. 37. 1891.

die Centrosomen der Spindel ansetzen; davon kann absolut nicht die Rede sein, . . ."

Flemming hat sich über diesen Punkt auch geäussert und gesagt, dass er annehme, die Mantelfasern entstammen zum grössten Theile dem Liningerüst des Kerns. Meves[1]) (pag. 46) sagt hierüber folgendes: „Die Chromosomen treten mit den Centralkörpern durch die Mantelfasern in Verbindung, welche (Flemming) aus dem Liningerüst des Kerns entstehen, indem das lockere Lininstrangwerk sich zwischen Centralkörpern und Chromosomen zu soliden Fasern anordnet." Meves, der hier, übrigens ohne für diesen Satz Figuren und weitere Erläuterungen zu geben, in diesem Punkte nur Flemming referirt, ist also gleichfalls anderer Meinung als Hermann.

So einfach nun die Darstellung von Hermann auch erscheint und so verlockend es ist, ihr zu folgen, so leidet sie doch an innerer Unwahrscheinlichkeit, welche uns eine kurze Ueberlegung vor Augen führt. Da nämlich nach Hermann vor der Aussendung der Mantelfasern zwischen Centrosomen und Chromosomen keine Verbindung besteht, so müsste eine ungeheure Menge von Fasern, deren grösster Theil später nutzlos wieder zu Grunde ginge, von den Centrosomen wieder ausgesandt werden, damit eine Verbindung mit allen Punkten aller Chromosomen hergestellt würde. Bei der heterotypischen Theilung, welche hier hauptsächlich in Frage kommt, haben die Chromosomen, wie aus den Flemming'schen Darstellungen bereits bekannt ist, die Form von Ringen in verschieden gebogener Gestalt. Mit jedem erreichbaren Punkte eines solchen Ringes müsste nun offenbar nach beendeter Anheftung der ausgesandten Fibrillen jedes Centrosom durch eine Faser verbunden gedacht werden, d. h. von beiden Centrosomen, also von beiden Seiten, ginge ein aus Fibrillen bestehender Kegelmantel nach jedem Chromosomenring. Nun denke man sich ein Dutzend solcher Chromosomenringe auf einem Haufen liegend mit je zwei Fibrillenkegelmänteln behaftet, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass bei einer dann folgenden Contraction der Fibrillen nur ein vollständig verschlungener unentwirr-

1) Dr. Friedrich Meves, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Waldyer's Archiv Bd. 48.

barer Knäuel von Chromosomen und Fasern, aber kein Mutterstern entstehen würde.

In diesem Gedankengange zeigt sich bereits zur Genüge, wie ungeheuer complicirt sich die Verbindung der Centrosomen mit den Chromosomen nach Hermann abspielen müsste. Hermann hat die Frage nicht gelöst! Die Figuren, die Hermann giebt, sind nicht beweisend, weil sie theilweise (Fig. 4, 5, 6, seiner Arbeit) zerschnittene Zellen darstellen, wie ich früher schon behauptet habe. Sonst finde ich in der Litteratur keine Abbildungen, welche die Entstehung der Mantelfasern demonstriren.

Ich will versuchen an der Hand beweisender Abbildungen die Sache klarzustellen. Als Voraussetzung muss dabei gelten, dass ich vorläufig die Strukturen des Kerns in der Weise als richtig annehmen will, wie sie von M. Heidenhain in „Neue Untersuchungen etc." geschildert worden sind.

Zur Zeit, in der sich unter Auflösung des Kerns die Verbindung von Centrosomen und Chromosomen vollziehen soll, zeigt sich der Kern vergrössert. Die Kernhaut drängt sich ringsum nahe an die Zellgrenzschicht und berührt diese an einzelnen Stellen. Die Kernhaut selbst wird undeutlich, sie ist nicht mehr vollkommen im Durchschnitt als fortlaufende Linie zu verfolgen. Das Innere des Kerns hellt sich bedeutend auf und sticht auffällig gegen die Färbung des Zellplasmas ab. Untersucht man das Kerninnere und die Kernhaut genauer, so findet man ein lose angeordnetes, nicht sehr dichtes Lininstrangwerk, welches zwischen den Chromosomen und der Kernhaut scheinbar regellos im ganzen Kern vertheilt ist. Ueberall da, wo die Lininfasern sich mit den Chromosomen oder der Kernhaut verbinden, sieht man intensiv schwarz gefärbte Mikrosomen. Sie sind den Lininfasern angelagert und sind auch stets an den Verästelungen der Lininfasern zu finden. An günstigen Präparaten findet man diese Körnchen so regelmässig in der Kernhaut vertheilt, dass man bei Hebung und Senkung der Linse, also beim Anblick verschiedener Querschnitte der Kernhaut, ganze Reihen von solchen Mikrosomen zu sehen bekommt, welche vollkommen den Eindruck concentrischer Mikrosomenstrata machen (Fig. 6). Dass aber hier von dem bekannten Phänomen der concentrischen Kreise nicht die Rede sein kann, das geht daraus hervor, dass man mit Sicherheit die Lage der Mikrosomen in der Kernhaut feststellen kann,

und dass ferner solche Mikrosomenreihen mit besonderer Deutlichkeit an der Seite der Kernhaut sichtbar werden, welche am weitesten von den Centrosomen entfernt ist, also am Gegenpol.

Ich bin der Ansicht, dass diese Körnchen übereinstimmen mit den Körnchen, welche Reinke[1]) gefunden hat, und in denen er glaubte Centralkörper II. und III. Ordnung erblicken zu müssen. Bei eingehender Prüfung der Beziehungen der Centralkörper zur Kernhaut in dieser Theilungsperiode findet man, dass ganz feine Fasern in nicht grosser Zahl von den Centralkörpern ausgehen und mit der gleichen Zahl solcher Mikrosomen der Kernhaut in Verbindung stehen. Von diesen Körnchen verlaufen wieder Fasern nach dem Innern der Kerns in der Weise, dass an der Stelle des Mikrosoms in der Kernhaut jedesmal eine Verästelung eintritt. Wir finden hier also, dass die Centralkörper durch gerade Fasern mit einer Anzahl Mikrosomen verbunden sind, welche der Kernhaut angehören und welche ihrerseits noch zahlreichere Fasern in das Lininstrangwerk des Kernes abgeben. Es lassen sich auch an manchen Stellen direkte Verbindungsfasern der Centralkörper mit einzelnen Chromosomen sicher nachweisen (Fig. 4), während die Kernhaut noch sichtbar ist. Auf diesen Zustand folgt eine kräftige Action des Lininfaserwerks der den Centrosomen entgegengesetzten Seite der Kernhaut. Dies zieht die Chromosomen von den Centralkörpern hinweg nach dem entgegengesetzten Kernpole und spannt dadurch die schon vorhandenen Lininstränge, welche die Chromosomen mit den Centralkörpern verbinden. In anschaulicher Weise zeigt dies Fig. 11, welche eine Zelle darstellt, in der die Spannung der Lininstränge noch nicht vollendet ist. Hier verlaufen die Lininfasern noch gekrümmt und verästelt; es ist auch an den Chromosomen noch ein dichtes Liningerüst sichtbar, so dass man nicht die Stelle angeben kann, an welcher die späteren Mantelfasern inseriren. Gleichwohl ist hier bereits die Vertheilung der Fasern, ja sogar ihre Kreuzung in die Augen fallend. Die Kernhaut ist zwar nicht mehr als Contour nachzuweisen und doch wird niemand beim Anblick der Zelle im Zweifel sein, dass Kern und Zellleib hier noch vollständig getrennt sind und eine deutliche Grenze zwischen

1) Reinke, Zellstudien. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 44.

beiden besteht. Diese Figur veranschaulicht so deutlich und in so günstiger Weise den wichtigen Augenblick, dass sie sofort dem Beschauer den Schlüssel giebt zu dem bisher ungelöst gewesenen Problem. Die Mikrosomen sind auch hier noch an allen Stellen, wo sich die Lininstränge verästeln, mit Deutlichkeit sichtbar und lassen erkennen, dass sie dazu dienen, gewisse Impulse aufzunehmen und weiter zu senden.

Durch die Contraction des Lininstrangwerkes der entgegengesetzten Kernhälfte werden nun die Chromosomen noch weiter von den Centrosomen fortgezogen und die Lininfasern gespannt, welche Centrosomen und Chromosomen verbinden, Fig. 12. Die überflüssigen Verbindungen und Verästelungen lösen sich dadurch allmählich. Zugleich erhalten die Lininfasern die richtige Insertionsstelle an den Chromosomen durch Vermittelung ihrer Verästelungen und der Mikrosomen. An der Hand dieser Figuren halte ich es für überflüssig, die entgegenstehenden Ansichten zu widerlegen. Es zeigt sich ohne weiteres, dass keine Fibrillenemanation von den Centrosomen aus statt hat, sondern dass beide Centrosomen sofort Verbindung mit dem Kerngerüst haben, und die Mantelfasern in der Hauptsache von den Lininfasern des Kerns geliefert werden durch direkte Umwandlung.

Hier ist also der Beweis erbracht, dass Flemming mit seiner Annahme Recht gehabt hat, und ich glaube dies als erster gezeigt zu haben.

Ich habe an dieser Stelle einen Satz meiner früheren Arbeit zu berichtigen. Ich sagte [1]) (pag. 156): „Denn es lässt sich an demselben Object — Salamanderhoden — zeigen, dass beide Centrosomen Verbindungen mit allen Chromosomen haben noch ehe eine Centralspindel sichtbar ist.“ Diesen Satz kann ich nach meinen jetzigen Beobachtungen nicht mehr aufrecht erhalten. Ich fand damals nämlich an einer Anzahl von Zellen, welche in dem zuletzt geschilderten Moment fixirt waren, eine Centralspindel nicht, obwohl die Centrosomen schon eine Strecke weit von einander entfernt waren. Später musste ich mich aber überzeugen, dass doch in jedem solchen Falle eine Spindel bereits vorhanden war. Da wir jetzt aber wissen, dass es Centralspindel von grosser

---

1) Niessing, Zellenstudien. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 46.



Kleinheit giebt, so hat diese Frage kein erhebliches Interesse mehr.

Die weiteren Verwandlungen der Zelle in der Zelltheilung sind bekannt und zuletzt von Meves ziemlich ausführlich beschrieben worden. Darüber will ich hier nicht mehr referiren, sondern nur noch einiges über die Centralspindel beibringen. Drüner hat meines Wissens zuletzt die Ansicht ausgesprochen und zu beweisen gesucht, dass die Centralspindel ein Stützorgan sei. Diese Anschauung war mir lange geläufig, bevor ich die Drüner'sche Abhandlung kannte. Ich bin der Meinung, dass dies in der That so ist. Der ganze Mechanismus der Aufspannung der Chromosomen, wie sie in der heterotypischen Theilung geschieht, ist fast gar nicht anders zu erklären als mit der Voraussetzung, dass die Spindel ein Stützorgan ist. Schon die äussere Gestalt deutet darauf hin. So lange nämlich die stützende Funktion dauert, sehen wir die Spindel in der Gestalt eines doppelten Spitzbogengewölbes; ein solches Gewölbe aber ist im Stande einen ganz bedeutenden Druck zu ertragen, ohne aus den Fugen zu gehen.

Bisher ist meines Wissens allgemein die Ansicht vorherrschend gewesen, dass die Spindel als solche nur von ihren Fasern gebildet wird. Dabei liess man die Frage unerörtert, durch welche mechanischen Verhältnisse die Spindel ihre eigenthümliche Gestalt erhalte und bewahre. Drüner suchte dies so zu erklären, dass er den Spindelfasern und den Polstrahlen nur Biegungselasticität beilegte, also eine Elasticität, wie sie elastischen graden Stahldrähten innewohnt. Die an den Centrosomen befestigten Polstrahlen stemmen sich nach ihm derartig an die Zellgrenzschicht, dass sie die Centrosomen einander entgegendrücken. Dieser Druck wird wiederum ausgeglichen durch die steifen Spindelfasern. Diese Auseinandersetzungen Drüner's, welche hier und da Aufsehen erregten, sind immerhin als ein beachtenswerther Versuch zu betrachten die Spindelfigur mit ihrer Gestalt zu erklären. Allein es stehen ihm gewichtige Bedenken entgegen. Offenbar können nämlich in einer Fibrille nicht zwei entgegengesetzte Kräfte zugleich wirken. Eine Fibrille kann nicht mit Biegungselasticität sich gerade zu strecken und zu gleicher Zeit mit Dehnungselasticität sich zu verkürzen streben. Das ist nicht möglich und doch müsste man eine solche

Annahme machen, wenn man auf dem Drüner'schen Standpunkte stehend die Figuren erklären wollte, die er unter Nr. 17, 18, 19, 21, 22 (l. c.) abbildet, da sich in diesen offenbar ein Theil der Fibrillen verkürzt hat.

Dass Drüner die Polstrahlen gleichfalls mit einer Biegungselasticität ausstattet, ist für seine Theorie natürlich nothwendig, denn wenn sich die Polstrahlen nicht gegen die Zellgrenzschicht stemmten, würden sich ja die Spindelfasern vermöge ihrer Biegungselasticität sofort gerade strecken und ein ganz gerade verlaufendes Bündel von Fasern darstellen. Er hat aber bei dieser Art der Erklärung den Umstand unberücksichtigt gelassen, dass die Polstrahlen bei ihrer Biegungungselasticität regelmässig auch in der Form einer quer halbirten Spindel auftreten müssten, da sie ja genau den gleichen Druck aushalten müssen wie die Spindel. Zellen, in denen dies in Erscheinung träte, — und das müsste ja stets beim Vorhandensein einer Spindel der Fall sein —, findet man aber fast garnicht.

Ich halte mich deshalb für berechtigt, die Drüner'sche Erklärung der Spindelform, und was damit zusammenhängt, abzulehnen. Damit fällt aber auch die Hypothese von der Biegungselasticität der Spindelfasern überhaupt; denn es ist klar, dass eine Spindel, deren Fasern nur Biegungselasticität besitzen ohne Stützpunkte zu haben, mechanisch nicht denkbar ist, ebenso wie ein gerader elastischer und durch Druck gekrümmter Stahlstab nicht seine Form bewahrt, sobald der ihn krümmende Druck aufhört.

Wollte man an der Biegungselasticität der Spindelfasern aber noch festhalten und nach anderen Stützpunkten suchen, so wäre wohl nur noch eine Möglichkeit dafür vorhanden, nämlich statt des Drucks von aussen einen Zug innerhalb der Spindel von geraden Fasern in Anspruch zu nehmen, welche von Pol zu Pol gehen und durch ihren Zug die Streckung der Spindel verhindern. Solche Bündel, die an sich unwahrscheinlich sind, sind aber bis jetzt nicht beobachtet worden und deshalb ist wohl auch diese Möglichkeit für eine mechanische Erklärung der Form einer Spindel mit biegungselastischen Fasern auszuschliessen. Dass wir aber jetzt, wo uns die mechanischen Werkzeuge der Zelle bekannt sind, nicht umhin können die Wirkungen der Zellorgane auch als mechanische Aeusserungen ihrer inneren Kräfte aufzu-

fassen und erklären zu müssen, dürfte wohl allgemein zugestanden werden.

Da dies hier nun in der angegebenen Weise nicht angängig ist, so müssen wir einen anderen Weg suchen, der uns Aufklärung verschafft. Das ist der Grund, welcher mich dahin geführt hat eine besondere Grundsubstanz der Spindel anzunehmen, welche dieser die Gestalt giebt, einen Spindelkörper also, welcher nicht aus Fasern besteht, an welchem aber die Spindelfasern theils auf der Oberfläche, theils weiter im Innern von Pol zu Pol verlaufen.

Dieser Auffassung, dass der Spindelkörper aus einer besonderen — elastischen — Substanz gebildet wird, steht nichts entgegen; seine lichte Färbung, sowie seine scharfe Abgrenzung gegen das Zellprotoplasma drängen sogar zu dieser Annahme, und ich denke, dass sie in den folgenden Auseinandersetzungen eine erhebliche Stütze finden wird.

Es handelt sich also hier um die Aufspannung der Chromatinschleifen auf die Centralspindel und ihre Anordnung um dieselbe. Die Chromosomen liegen vor dieser Zeit von der Spindel entfernt auf einem Haufen; durch welche Einflüsse werden sie nun auf die Spindel gezogen und auf deren ganzen Umfange in gleichen Abständen vertheilt?

Hermann sagt hierüber (l. c. pag. 577) „Durch richtende Einflüsse, die wir doch wohl den Spindelfibrillen zuzuschreiben berechtigt sind, werden die Chromatinschleifen an der Oberfläche der Spindel herumgeschoben." Andere Autoren (ausser Drüner, auf dessen Ansicht ich noch zurückkomme) äussern sich hierüber nicht. Die Hermann'sche Erklärung besagt weiter nichts, als dass er den Grund für die Herumschiebung der Chromosomen nicht kennt. Und sie scheint in der That räthselhaft.

Allein es lässt sich diese Bewegung doch sehr einfach erklären, wenn man an die bereits gemachten Beobachtungen denkt. Ich nehme als Beispiel die Zellen mit heterotypischer Theilung, bei denen die Chromosomen vor der Aufspannung auf die Spindel geschlossene Ringe bilden, deren je eine Hälfte für je einen Pol bestimmt ist. Der Chromosomenring bildet also mit seinen Mantelfasern eine continuirliche Leitung oder Brücke von einem Pol zum andern. Entsteht jetzt eine Contraction der Mantelfasern, so müssen alle Chromosomen auf die Spindel gezogen werden und

da sie alle zusammen gelegen hatten, so werden sie auch alle an derselben Seite der Spindel ankommen und dort vorläufig verharren, so lange sie nicht durch andere Kräfte fortbewegt werden. Dies geschieht aber sofort. Sollen in dieser Lage die Chromosomen mit dem gegebenen mechanischen Apparat auf die andre Seite der Spindel bewegt werden, so ist dies nicht anders denkbar als dadurch, dass die Spindel ihre Gestalt verändert, sich ausbiegt, mit der convexen Seite auf die Chromosomen gerichtet. (Abgebildet ist dieser Zustand mehrfach von Flemming bei der Schilderung der heterotypischen Theilung, auch bei Drüner.) Hierdurch werden die Meridiane der Spindel verschieden lang, die kürzesten liegen auf der nicht ausgebogenen Seite der Spindel. Da nun die Mantelfasern durch ihre Contraction genöthigt sind immer dorthin auszuweichen, wo sie, ohne Widerstand zu finden, sich noch weiter verkürzen können, so gleiten sie nach und nach um die Spindel herum, indem sie allmählich immer kürzere Meridiane passiren.

Dies ist leicht erklärlich, wenn man in Gedanken die Länge der Spindelmeridiane oder der oberflächlichen Spindelfasern der convex ausgebogenen mit der flacheren Seite vergleicht. Da den sich contrahirenden Mantelfasern mit den noch nicht getrennten Tochterschleifen der direkte Weg von den längeren zu den kürzeren Meridianen, beziehungsweise zu der kürzesten Verbindungslinie der beiden Pole, also der Weg mitten durch die Spindel, versperrt ist, so werden sie, im Bogen auf der Spindel herumgleitend, auf deren andere kürzere Seite geführt. Dass dies wirklich so ist, das beweisen die Beobachtungen aller Autoren. Denn es ist bekannt, dass die Spindel nur so lange auf einer Seite ausgebuchtet bleibt bis sich die Chromosomen auf ihr vertheilt haben.

Ich meine, die Sache ist ohne weiteres einleuchtend und damit eine alte Frage endgültig erledigt. Nur kommt jetzt die zweite Frage, wie ist es möglich, dass die Spindel die Gestalt verändern kann. Und hier ist nun die Antwort nach den von mir gemachten Voraussetzungen sehr einfach. Sie kann zunächst erfolgen durch einseitiges Wachstum der Spindel, sie kann aber auch erfolgen — und dies scheint mir das Richtige — durch Contraction des einen Theils der Spindelfasern. Die Contraction der kürzer gewordenen Fasern muss nämlich in einem gewissen Augenblicke,

wo eine annähernd gleiche Vertheilung der Chromosomen auf der Spindeloberfläche stattgefunden hat, nachlassen. Beruhte nun die Gestaltveränderung der Spindel auf Wachsthumvorgängen, so könnte wohl das Zurückgehen der Spindel in ihre frühere Gestalt überhaupt nicht, in eine symmetrische Gestalt aber nicht mit der nöthigen Schnelligkeit, erfolgen.

Die Drüner'sche Erklärung für die Chromosomenvertheilung genügt meines Erachtens nicht. Er sagt (pag. 288), dass die Chromosomen, wenn sie auf der Spindel zusammentreffen, so lange aufeinander drücken, bis jedes eine freie Stelle gefunden hat. Diese Erklärung ist ein schlechter Nothbehelf, denn ein mechanischer Versuch an einem Spindelkörper mit Gummifäden etc. angeordnet, würde, das ist sofort einleuchtend, ein vollständig negatives Resultat geben.

Ich halte also die Spindel für ein Stützorgan, welches aus zwei verschieden mechanisch zu verwendenden Theilen besteht, nämlich aus einem elastischen Spindelkörper und aus den auf ihm und theilweise in ihm ausgespannten und mit ihm verwachsenen Fäden, welche eine Formveränderung der Spindel durch ihre Contraction hervorbringen können.

Studien über Kernstructuren.

Ich muss hier auch mit einigen Worten auf die Kernstructuren eingehen, weil ich meine Befunde mit denen einzelner Autoren nicht in Uebereinstimmung bringen kann. Ich schicke voraus, dass ich mich hierbei nicht für verpflichtet halte, eine Uebersicht über die einschlägige Litteratur zu geben, sondern ich werde nur in soweit darauf eingehen, als es mir nöthig zu sein scheint.

M. Heidenhain[1]) hat zuerst im Kern feine Körnchen beschrieben, welche in den Lininsträngen des Kerns vorhanden und nicht mit dem Chromatin identisch sind. Er war zuerst (l. c.) der Meinung, dass diese Lanthaninmikrosomen die färbbaren Querglieder der Lininfäden darstellen. Diese Behauptung verbesserte er später (Neue Untersuchungen etc.) und gab an, dass das Lanthanin oder Oxychromatin sich mit dem eigentlichen Chromatin oder Basichromatin gemischt in den Chromatinbalken

1) Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma in „Festschrift für Kölliker" 1892.

befände, „dass die Kügelchen der beiderlei chromatophilen Substanzen in ein und demselben Balken, Blättchen oder Klumpen der Gerüste bunt durcheinander gewürfelt sind“ (pag. 547). Er sagt ferner: „Doch liess sich als völlig sicher festellen, dass in rein morphologischer Beziehung sich basi- und oxychromatische Kügelchen (Chromatin- und Lanthaninmikrosomen) völlig gleich verhalten; sie weisen speciell auch die gleichen Grössenverhältnisse auf“ (pag. 547). Mit diesen Sätzen dürfte in Kürze Heidenhain's Ansicht über das Lanthanin wiedergegeben sein. So klar dies nun auch zu sein scheint, so muss seine Schilderung dieser Sachen doch zu Missverständnissen Veranlassung gegeben haben, denn einmal hat Reinke (l. c.) seine Oedematinkörner für identisch mit dem Oxychromatin gehalten und dann hat Waldeyer[1]) in einem Schema (nach Reinke) über die Kern- und Zellstruktur die Oxychromatingranula als „kleinste Körnchen“ gegenüber den grösseren Chromatinkörnern bezeichnet und dargestellt. Waldeyer scheint also eine falsche Auffassung hiervon gehabt zu haben, wie aus dem Vergleich mit obigem Citate erhellt. Vielleicht war sie veranlasst durch die Schlater'sche Arbeit. Schlater[2]) hatte nämlich schon versucht in diese Dinge mehr Klarheit zu bringen, indem er ein für die Heidenhain-sche Auffassung gültiges Schema gegeben hat, in welchem er auch dem Oedematin die richtige Stelle anzuweisen scheint. Aber er zeichnete die Lanthaninkörner kleiner als die Basichromatinkörner. Meines Erachtens ist die Sache noch nicht geklärt. Heidenhain sagte zuerst, dass das Oxychromatin nicht in die Chromosomen einbezogen würde bei der Mitose. Später verbesserte er sich (Neue Untersuchungen etc. p. 584) und sagte: „Es könnte aber sehr wohl der Fall sein, . . . , dass bei Gelegenheit der Mitose das Oxychromatin seine Reaction ändert und basichromatisch wird, ganz oder theilweise . . . .“ Ohne die Beobachtungen Heidenhain's bezweifeln zu wollen, ist mir doch bei dem wiederholten Durchstudieren seiner verschiedenen Ansichten immer wieder der Gedanke gekommen, dass er der Farbenreaction

1) Waldeyer, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. Deutsche med. Wochenschrift 1895.

2) Schlater, Zur Morphologie der Zelle. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 44. 1894.



hier zuviel vertraut hat und dadurch schliesslich auf einen Standpunkt gedrängt worden ist, der sich schwer vertheidigen lässt.

Ich habe jene Reaction (Biondi'sche Farblösung) nicht angewendet, ich bin aber auf anderem Wege zu Resultaten gekommen, die sich, wie ich meine, doch ganz gut zum Studium der Kernstruktur verwerthen lassen.

Ich erlaube mir zunächst den Durchschnitt des Kerns einer Spermatogonie (Fig. 13) von ziemlicher Grösse vorzuführen, welcher durch das Messer mehrmals zerschnitten worden ist. Die Färbung ist mit Anilinblau-Eisenhämatoxylin gemacht. Dieser Kern ist so günstig fixirt und gefärbt, dass sein ganzer Chromatininhalt sich in Körnchen auflöst. Ich habe nicht den geringsten Zweifel darüber, dass wenigstens ein grosser Theil dieser Körnchen jene Oxy- und Basi-Chromatinkügelchen oder Mikrosomen darstellt. Ob hier auch bei manchen Kügelchen, welche ein wenig grösser erscheinen, Verklumpungen vorliegen, das halte ich für unerheblich. Ein Unterschied zwischen Oxy- und Basichromatin lässt sich natürlich hier nicht machen, da ja eine färberische Differenzirung nicht stattgefunden hat. Das eine aber ist sicher, dass die Körnchen ziemlich getrennt von einander liegen und dass sie mit Sicherheit als wirkliche Körnchen zu erkennen sind und nicht etwa Spitzchen oder Zacken der Chromatinbalken darstellen können. Es ist dies meines Wissens der erste Versuch, abgesehen von den Schlater'schen Zeichnungen, diese Dinge bildlich darzustellen, und anderen Untersuchungen einen Anhalt für die Grösse und Anordnung der so oft schon beschriebenen Körnchen zu geben. Es mag sein, dass andere Untersucher für die Zeichnung weniger günstige Objekte gehabt haben, gleichwohl habe ich es als einen bedauerlichen Mangel empfunden, dass man auf die bildliche Wiedergabe verzichtet hat. Ich habe in vielen tausenden von Zellen die Kernstruktur sorgfältig studirt und konnte doch nicht mit Sicherheit isolirte Körnchen wahrnehmen, bis es mir endlich gelungen ist, dafür günstige Objekte zu finden.

An der oben genannten Zelle liess sich nun eine besondere Grundsubstanz des Chromatins oder der Chromatinbalken nicht erkennen, es war eben alles in Kügelchen aufgelöst. Nun habe ich aber Heidenhain's Angaben hier doch zu corrigiren, insofern wenigstens als ich behaupte, dass seine Annahme, die Kügel-

chen wären drehrund und isolirt, für mein Objekt nicht zutrifft. Diese Chromatinkörnchen sind nicht drehrund und auch nicht isolirt, sondern sind durch ganz feine grau bis schwärzlich gefärbte Fäserchen mit einander verbunden und diese Fasern gehen direkt in die Körnchen über. Sie sind in der Figur nicht dargestellt. Ich finde also, dass innerhalb der Chromatinbalken das Chromatin in Körnchen vorhanden ist und diese durch ein ganz feines Netzwerk miteinander verbunden sind. Zur Sicherung dieses Befundes, welcher mir zuerst als im Widerspruch mit den Darstellungen anderer Autoren sehr zweifelhaft erschien, war allerdings die Anwendung eines Zeiss'schen Apochromaten mit 1,40 Apertur erforderlich. Nun schwand aber auch jeder Zweifel. Diese Thatsache erleichtert nun wesentlich die Erläuterung von Bildern, welche man durch ungenügende Fixirung erhält. Wenn man Salamanderhoden mit wässriger Sublimatlösung fixirt, so erkennt man sofort, dass die Zellen allgemein so geschrumpft sind, dass sie für jede Verwerthung unbrauchbar erscheinen. Ich glaube aber doch sie hier heranziehen zu können.

In Fig. 14 habe ich den Kern einer solchen Zelle abgebildet. Es ist eine Spermatocyte, welche schon die ersten Schritte zur Theilung gemacht hat. Die Chromatinbalken sind an die Kernhaut geheftet und dunkel gefärbt, die Grundsubstanz des Kerns also diejenige Masse, in welcher wir das Oedematin zu suchen haben, hat sich ringsherum von der Kernhaut abgelöst und ist beträchtlich geschrumpft. Die Chromatinbalken enthalten Stellen, welche wie leere Räume erscheinen. Man hat den Eindruck, als ob das Chromatin sich in Röhren befände und durch eine bedeutende Schrumpfung nicht mehr im Stande ist, diese Röhren auszufüllen und leere ungefärbte, ganz helle Räume zurücklässt. Man erkennt, dass dort, wo durch Zurückziehung des Oedematins nebst seiner Grundsubstanz die Chromatinbalken ganz entblösst zur Kernwand gehen, diese Balken verjüngt sind, dass ihnen also Substanz entzogen worden ist.

Nach der allgemeinen Annahme ist nun die Grundsubstanz für das Chromatin und das Oedematin in gleicher Weise das Linin. Diese vorliegende Schrumpfungsfigur lässt sich aber mit dieser Annahme nicht in Einklang bringen. Wenn dasselbe Linin die Grundsubstanz für das Oedematin und die (nach Heidenhain) ganz isolirten Chromatinmikrosomen wäre, so müssten sich

auch die Chromatinbalken von der Kernwand ablösen, da sich ja das Linin des Oedematins gänzlich losgelöst hat und den „isolirten“ Kügelchen die Fähigkeit sich selbst an der Kernwand zu befestigen und eine zusammenhängende Masse zu bilden nicht zuerkannt werden kann. Es ist also hier schon der Schluss erlaubt, dass das Chromatin durch andere Substanzen an die Kernwand befestigt und angeklebt ist als das Oedematin.

Ziehen wir nun auch die Retraction des Chromatins in den Balken in Rücksicht, so müssten wir hier sicher ganz andere Bilder finden, wenn dem Chromatin und Oedematin das Linin als Grundsubstanz gemeinsam wäre. Es wäre auch hier nicht zu verstehen, weshalb das Linin in den Chromatinbalken andre Eigenschaften haben sollte als in dem Oedematin, weshalb es hier an den Wänden der Chromatinbalken sich auf lange Strecken ablösen sollte und weit stärker zusammenschrumpfen als das Linin des Oedematins.

Die Sache wird aber durch meinen oben mitgetheilten Befund leicht erklärt. Wenn das Chromatin selbst eine netzartig zusammenhängende Masse ist und das Linin nur dem Oedematin zuertheilt wird, so ist einerseits die starke Befestigung des Chromatins an der Kernwand, andererseits das Zerreissen der geschrumpften Chromatinbalken mit Hinterlassung eines hohlen Raumes an seiner Stelle leicht verständlich (siehe Abbildung.)

Ich erwähnte schon, dass die Färbung an meinen Zellen einen Unterschied zwischen Oxy- und Basichromatinkörnchen nicht zeigt. Ich kann also nicht angeben, ob in den dichten Chromatinbalken Oxychromatin-(Lanthanin-)granula enthalten sind, wie Heidenhain für sein Objekt behauptet. Ich will aber hierbei auf die ersten Angaben Heidenhain's darüber zurückkommen.

Er fand zuerst mit Eisenhämatoxylin-Färbung nur in den feinen Lininsträngen die Oxychromatinkörnchen und nannte sie Lanthanin. Er fand mit Biondi'scher Färbung die ausserhalb der Chromatinbalken gelegenen grossen Massen, das „Kernsafteiweiss“, mit kleinen rothgefärbten Brocken und Körnchen besetzt und konstruirte daraus den Schluss, dass diese rothen Massen Oxychromatingranula und identisch mit jenen Körnchen der Lininstränge sein müssten. Später stellte er mit Biondi'scher Lösung auch innerhalb dickerer Chromatinbalken roth gefärbte Körnchen

fest und behauptete: folglich befindet sich das Oxychromatin auch in den Chromatinbalken mit Basichromatin gemischt. Wenn aber solche Schlüsse ohne weiteres erlaubt sind, dann durfte er auch weiter folgern, also bestehen auch die Nukleolen und die Spindelfasern aus Lanthanin. Ich erlaube mir nun zu bezweifeln, dass die roth gefärbten Massen aus jenen Körnchen bestehen, welche Heidenhain zuerst in den Lininsträngen gefunden hat, und meine, dass der Namen Lanthaningranula zunächst nur den Gebilden zukommt, die Heidenhain zuerst mit diesem Namen belegt hat, nämlich den in oder an den Lininsträngen sitzenden Körnchen und für diese Körnchen beibehalten werden müsse.

Nehmen wir von meinen Abbildungen diejenigen, welche den Augenblick der Entstehung der Mantelfasern zeigen, heraus, so wird eine Orientirung über die einzelnen Gebilde leichter sein (Fig. 11, 12). Hier ist also bereits eine augenfällige Trennung der verschiedenen Kernsubstanzen eingetreten, sie lassen sogar schon die ihnen bei einer mechanischen Action zugetheilte Rolle erkennen und sich deshalb leichter unterscheiden. Da finden wir denn die Lininstränge, welche jetzt zu Mantelfasern werden, mit kleinen schwarzen Körnchen besetzt; dies sind die Lanthaninkörnchen nach Heidenhain's erster Definition. Die Körnchen sind ziemlich fest mit den Lininfasern verbunden, sitzen ihnen aber seitlich an. Die Lininfasern enthalten, wie an diesem Objekt allerdings sehr schwer nachweisbar ist, Querglieder in ähnlicher Anordnung wie die quergestreiften Muskelfasern. Diese Querglieder haben mit den Lanthaninkörnchen natürlich nichts zu thun. Die Lanthaninkörnchen sind auch an den Chromosomen zu bemerken, sie sitzen ihnen namentlich an den Insertionstellen der Lininfasern auf. Sie sind auch an der Kernhaut zu finden, wie oben schon beschrieben, offenbar deshalb, weil die Lininstränge auch an und in der Kernhaut verlaufen; sie bleiben den Lininsträngen zugetheilt und gehen natürlich nicht in die Chromatinschleifen über.

Ueber die Zusammensetzung der Chromosomen vermag ich nichts zu sagen, da meine Färbung hier keine weiteren Einzelheiten erkennen lässt. Nur das ist sicher, dass die Chromatinbalken anfangs durch unzählige Zacken mit dem Liningerüst in Verbindung stehen und dass sie später bei der Chromosomenbildung diese Zacken einziehen und die Verbindung mit dem

Liningerüst überall bis auf die Insertionstellen der Mantelfasern lösen.

Es liesse sich wohl annehmen, dass die Chromosomen umhüllt oder umsponnen sind von feinsten Lininfasern und dass die Mantelfasern an diese Hülle inseriren, dass sie aber nicht in das Innere eindringen.

Ausser dem Liningerüst befindet sich eine glashelle Grundsubstanz im Kern und diese dürfen wir wohl als den aus Oedematin zusammengesetzten Kernbestandtheil ansehen. Es entsteht nun die weitere Frage, welche Substanzen des Kerns elastische Eigenschaften besitzen, beziehungsweise contractil sind. In erster Linie ist da den Lininsträngen mit Sicherheit eine Contractilität zuzuschreiben, es dürfte aber auch kaum den Chromatinmassen eine Contractilität abzusprechen sein, da sie, wie ich oben gezeigt habe, aus feinsten Körnchen bestehen, welche ein Netzwerk untereinander verbindet. Die Gestaltveränderungen der Chromosomen während der Mitose würden hierdurch leicht erklärt werden können.

Ausserdem ist ja natürlich neben den Chromatin-Körnchen mit ihrem Netzwerk eine Grundsubstanz anzunehmen, desgleichen für die Oedematinkörnchen, und es ist von vornherein wahrscheinlich, dass beide Grundsubstanzen von einander verschieden sind.

Aus meiner Darstellung ist ersichtlich, dass ich aus guten Gründen und auf beweisendes Material gestützt, die namentlich von Heidenhain ausgebaute Lehre der Granulatheorie der Chromatintheile des Kerns verlasse und einen neuen Weg betrete. Das Chromatin besteht nach meiner Ansicht nicht aus einem Körnchenhaufen, sondern aus einem Netzwerk, dessen Knoten von gröberen Körnchen gebildet werden.

Welche Bewandtniss es mit den durch Biondi'sche Lösung roth gefärbten Massen und Körnchen im Kern hat, vermag ich natürlich nicht zu sagen. Es wäre immerhin denkbar, dass die erste Meinung Reinke's, die rothen Massen seien Oedematin, zu Recht besteht. Die Entscheidung hierüber überlasse ich andern, da ich mich vorläufig nicht auf diese Farbdifferenzirungen zu stützen gedenke.

Die bereits besprochene Abbildung des geschrumpften Kerns zeigt uns nun auch, dass die Verbindungen des Chromatins mit der Kernhaut bestehen geblieben sind, während diejenigen der

Grundsubstanz sich überall gelöst haben. Hieraus ist zu entnehmen, dass die ersteren Verbindungen die festeren sind. Dass aber das Linin, welches in der Oedematinmasse liegt, auch wirkliche Verbindungen mit der Kernwand unterhält, daran ist nicht zu zweifeln (ich erinnere an die Mantelfasern), und dies wird wohl auch allseitig zugestanden.

Ich bemerkte nun schon vorhin, dass man nicht annehmen könne, Chromatin und Oedematin hätten dieselbe Grundsubstanz, das Linin, weil dann erwartet werden musste, dass sich Oedematin und Chromatin in gleicher Weise bei einer Schrumpfung von der Kernwand lösten, was nicht der Fall ist.

Hierüber in's Klare zu kommen, dürfte einige Schwierigkeiten bereiten, da ja nach meinen Befunden das Chromatin selbst netzartig angeordnet ist und nicht aus isolirt suspendirten Kügelchen besteht, folglich ihm selbst gewisse elastische Eigenschaften mit Wahrscheinlichkeit zuzuschreiben sind. Demnach ist es gar nicht nöthig, die Befestigung des Chromatins an der Kernwand durch seine Grundsubstanz geschehen zu lassen, sondern sie kann einfach durch das Chromatin selbst vermöge seiner Eigenschaften geschehen ohne Betheiligung der Grundsubstanz. Die Vorstellung über die Zusammensetzung der Kernmembran wird durch diese Verhältnisse nicht erleichtert, sondern erheblich schwieriger. Ich will darüber aber keine subjectiven Meinungen aussprechen ohne Material dafür heranzuführen; ich behalte mir beides für später vor.

Cytomechanik oder Cytodynamik?

Es ist ein unbestreitbares Verdienst Heidenhain's, die Lehre von der Zellmechanik mit allen ihren Konsequenzen in fast mathematischer Strenge ausgearbeitet zu haben. Es war ein kühner Schritt, der ja seinen Einfluss überall im Gebiete der Zellenlehre geltend gemacht hat. Gleichwohl lag es in der Natur der Sache, dass jene Theorie von der gleichen ursprünglichen Länge der centrirten Radien mit allem was damit zusammenhängt, die verschiedensten Angriffe erfahren hat und noch erfahren wird. Denn es ist ja natürlich, dass jeder, der über die Zellen und deren Einrichtungen Untersuchungen anstellt, sich bei jedem neuen Funde die Frage vorlegt, ist dies vereinbar mit dem Heidenhain'schen Spannungsgesetz, d. h. mit der Theorie, welche wohl

am meisten Anspruch auf Beachtung erheben darf und einen Vergleich sehr erleichtert, weil sie in allen Richtungen auf das sorgfältigste ausgebaut worden ist. Dies macht es erklärlich, dass auch ich mich so oft genöthigt sehe, die Heidenhain-schen Befunde und Theorien bei meinen Untersuchungen zu vergleichen. Und in den folgenden Zeilen werde ich hauptsächlich eine Auseinandersetzung mit seinen verschiedenen Veröffentlichungen auszuführen haben.

Es hat sich durch meine Untersuchungen herausgestellt, dass die Centrosomen nicht mehr als solide Körperchen anzusehen sind, sondern vielmehr aus einer kleineren oder grösseren Anzahl kleinster Kügelchen, den von mir so genannten Centrosomenkörnchen, bestehen. Dass jene Kügelchen nicht immer drehrund erschienen, hielt ich für die natürliche Folge von Verklebungen oder Unterdifferenzirungen und bin der Meinung, dass solchen Erscheinungen in Bezug auf das Wesen der Centralkörper keine besondere Bedeutung beizumessen ist. Diese Kügelchen zeigten nun Verbindungsbrücken untereinander nach Art der für die Centrosomen selbst von Heidenhain beschriebenen Anordnung im Mikrocentrum. Es hat sich herausgestellt, dass diese Verbindungsbrücken nach der nächsten Zelltheilung die Heidenhain'schen Centrodesmosen darstellen, d. h. die „Anlage" für die spätere Centralspindel. Es wird sich mithin die von Heidenhain aufgestellte Definition der Centralkörper nicht halten lassen. Der Satz also: „Centralkörper sind scharf umgrenzte, solide . . . Granula von sehr geringer Grösse" und „sie besitzen die Fähigkeit . . . sich durch Knospung zu vermehren" ist nicht mehr richtig. Vielmehr wird es heissen müssen: „Centralkörper sind complicirt gebaute Zellorgane, welche aus einer Anzahl durch Substanzbrücken verbundener Körnchen bestehen . . .". Diese Erklärung ist nun nicht vollständig, und ich will auch nicht versuchen, eine umfassende Definition zu geben, sie könnte zu leicht das Schicksal der Heidenhain'schen theilen. Da aus der eigenen Erscheinung der Centralkörper eine Diagnose nicht möglich ist, so wäre bei einer ausreichenden Definition alles zu berücksichtigen, was ihr Wesen betrifft, vor allem aber ihr Verhältniss zu den organischen Radien, ohne welche die Centrosomen keine Bedeutung haben. Erwähnen darf ich aber hierbei, dass auch jetzt noch meine früher gegebene Definition: „Centralkörper

sind Zellorgane in Gestalt kleinster Körnchen, welche die Ursprungspunkte der Protoplasmafibrillenstrahlung bilden" Stich hält, sie ist aber, wie sich gezeigt hat, nicht ausreichend.

Wenn nun auch die thatsächlichen Befunde der Centrosomenkörnchen mit ihren Brücken nur an Zellen gemacht sind, welche sich schon zur Theilung anschicken, so kann dies doch nicht erheblich in's Gewicht fallen. Die Centrosomen an ruhenden Zellen sind ja so klein, dass man bei solchen wohl kaum bestimmte Aufschlüsse erhalten wird. Uebrigens haben die grössten der von mir gezeichneten Centrosomen in den Lymphocyten kleine Auswüchse, deren Deutung als Maulbeerform nichts im Wege steht. Ich bin deshalb der Meinung, dass der Bau der Centrosomen auch in der ruhenden Zelle so vorhanden ist, wie ich ihn geschildert, nur auf einen kleinen Raum eingeengt und deshalb nicht erkennbar.

Heidenhain hat ein langes Capitel der Betrachtung über die Substanz der Centrosomen gewidmet. Auch diese Betrachtungen verlieren an Bedeutung, wenn man meine Befunde vergleicht. Hier zeigt sich ja deutlich, dass die Centrosomen gar keine einheitliche Masse oder Substanz darstellen und dass daher ihre Fähigkeit, sich besonders mit Eisenhämatoxylin specifisch zu färben, vielleicht mehr auf mechanischen als auf chemischen Eigenschaften beruht, da doch gerade die Centralkörper und Centralkörpergruppen so leicht Verklumpungsfiguren zeigen.

Andrerseits wird ohne Weiteres zugegeben werden müssen, dass die Centralkörper Stoffe enthalten, welche sich an andern Orten in der Zelle nicht finden, weil sonst ihre physiologische Rolle wohl schwer zu erklären wäre.

Wie die Neubildung von Centralkörpern geschieht, habe ich bereits oben auseinandergesetzt, ebenso wie die Verbindung mit den Fibrillen zu denken ist und brauche das hier nicht zu wiederholen. Dagegen habe ich mich noch über das Heidenhain'sche Spannungsgesetz zu äussern.

Ich habe in einer früheren Arbeit bereits einige Gründe angeführt, welche gegen das Spannungsgesetz sprechen. Es ist auch von Drüner angegriffen worden und direkt von Meves, welcher ja in weitem Spielraum den centrirten Fasern Steifigkeit und damit bei ihrem Wachsthum stossende Kraft zuschreibt. Ich bin der Ansicht, dass die Befunde von Drüner und Meves,

wie auch schon von anderer Seite betont worden ist, nicht eindeutig sind, dass sie sehr wohl auch eine Deutung in entgegengesetztem Sinne zulassen.

Ich halte es für angebracht, hier noch einmal kurz den Begriff des Spannungsgesetzes wiederzugeben. Nach Heidenhain sind die Centrosomen die Mittelpunkte der Zellen, wenn der Kern aus ihnen entfernt wäre. Die centrirten Radien hätten in diesem Falle alle gleiche Länge. Sie sind mit dem einen Ende an das Mikrocentrum, mit dem andern in regelmässigen Abständen an der Zellgrenzschicht befestigt und befinden sich in einer Spannung genau wie gedehnte Gummifäden. Zwischen diese Fadenmasse ist der Kern hineingesteckt zu denken. Aus den sich ergebenden gegenseitigen Spannungen resultirt dann die Gestalt des Kerns und die Lage des Mikrocentrums.

Die Frage ist nun, ob ein solches Spannungsgesetz zulässig erscheint. Heidenhain ist nicht im Stande, sein rein mechanisches Spannungsgesetz bei der Zelltheilung durchzuführen, das muss schon stutzig machen. Es erscheinen mir aber andere Momente von besonderer Wichtigkeit.

Bevor ich meine Ansichten hierüber darlege, will ich nochmals prüfen, auf welche thatsächlichen Verhältnisse sich Heidenhain gestützt hat oder sich stützen kann, um seine Hypothese zu rechtfertigen.

Das Vorhandensein der Centrosomengruppe als Microcentrum mit Centrodesmosen steht fest, ebenso ist die Anwesenheit eines Radiensystems im Zustande der ruhenden Zelle so vielfach nachgewiesen, dass man auch dies als Thatsache zugestehen muss. Heidenhain fordert für dieses System specieller noch eine gleich weite Entfernung der Befestigungspunkte an der Zellgrenzschicht und aus diesem Grunde auch ein Herumbiegen der Radien um den Kern. Der erste Punkt dürfte wohl schwerlich nachzuweisen sein, wenigstens nicht direkt. Es wird wohl aber auch niemand die Sache so auffassen, dass dabei an mathematische Genauigkeit gedacht wird. Das Herumbiegen der Radien war zur Zeit der Veröffentlichungen Heidenhain's noch nicht beobachtet worden, es ist aber jetzt sichergestellt, soviel ich weiss, hauptsächlich von Meves. Ich kann die Beobachtungen von Meves voll bestätigen, soweit sie sich auf das Herumbiegen der Radien um den Kern in den Telophasen der Spermatocyten des Salamanders

beziehen. Ich halte dies für eine wichtige und erwünschte Feststellung, und es darf daraus geschlossen werden, dass sich die Radien ebenso bei der Zellenruhe verhalten. Das Spannungsgesetz besagt ferner, dass die Radien ursprünglich, d. h. ungedehnt, alle gleich lang sind. Die Beobachtung Heidenhain's, welche dieser Behauptung zu Grunde liegt, ist das Vorhandensein der concentrischen Körnerkreise[1]), welche nach allgemeiner Annahme durch verdickte Querglieder der Radien gebildet werden. Die concentrischen Körnerkreise sind nunmehr schon sehr oft beobachtet und abgebildet worden, gleichwohl ist ihre Natur meines Erachtens noch lange nicht sicher festgestellt. Drüner wies schon darauf hin, dass die Körneranzahl in derselben Zelle in den grösseren Kreisen eine weit grössere ist, als in den kleineren, was doch nicht der Fall sein dürfte. wenn die Radien unverästelt verlaufen und die Körner Verdickungen der Radien darstellten. Ich meine also, dass diese Thatsache vorläufig nicht als Stütze für die Hypothese der ursprünglichen gleichen Länge der Radien benutzt werden kann. Einen andern Anhaltspunkt hierfür hat aber Heidenhain nicht.

Damit im Zusammenhang stehen Heidenhain's Behauptungen bezüglich der Nichexistenz einer Sphäre, d. h. eines Organs der ruhenden Zelle mit specifischer Substanz. Heidenhain leugnet eine Sphäre und sieht sie nur als einen besonderen aber mit dem übrigen Protoplasma durchaus gleichwerthigen Bezirk um das Mikrocentrum an. Meves hat schon mehrfach beweisende Beobachtungen vorgeführt, ebenso mein Bruder und ich, welche das Vorhandensein einer besonderen specifischen Substanz in der Sphäre und damit die Existenz dieser selbst zeigten.

Heidenhain's Hypothese wird zwar, wie ich meine, dadurch nicht besonders berührt. Allein diese Befunde zeigen doch, dass die Verhältnisse in der Zelle eine nicht so einfache Gestalt haben, wie Heidenhain behauptet.

Es gehört ferner zu den Voraussetzungen in Heidenhain's Spannungsgesetz, dass jeder Zelle eine Zellgrenzschicht zu eigen ist mit der Festigkeit, dass die Radien an ihr einen Stützpunkt finden. Ueber das Vorhandensein der Zellgrenzschicht habe ich

---

1) Heidenhain, Neue Untersuchungen l. c. pag. 501.

mich schon früher ausgesprochen und wiederhole hier nur, dass auch ich eine solche stets als vorhanden voraussetze.

Heidenhain leugnet nun aber jede Beziehung der Radien und der Centrosomen zum Kern. Er sagt, der Kern ist nur hineingeschoben in die Radiemasse zu denken. Ich habe schon früher das Gegentheil darzuthun versucht und möchte jetzt wieder auf diesen Punkt aufmerksam machen. Die Abbildungen, welche ich gegeben habe und die dazu gehörende Schilderung zeigen zur Genüge, dass man solche Beziehungen nicht mehr leugnen kann. Man sieht, dass bei Beginn der Theilung das auseinanderweichende Mikrocentrum sich dicht an die Kernwand anlegt, und dass sofort eine Orientirung des noch vollkommen ungespannten und unentwirrten Lininnetzes im Kern zum Mikrocentrum eintritt. Man kann eine solche Wirkung wohl nicht zu erklären wagen, ohne auf bestimmte vorher vorhanden gewesene Beziehungen des Mikrocentrums zum Kern zurückzugreifen. Ich bin jetzt, wie früher, der Meinung, dass nach jeder Theilung die Mantelfasern nicht vollständig verschwinden, sondern erhalten bleiben, wenn sie auch gekrümmt und sehr fein zum Kern und in der Kernwand weiter zum Liningerüst verlaufen.

Wenn nun auch diese Beziehungen des Mikrocentrums zum Kern den Behauptungen Heidenhain's widersprechen, so glaube ich doch nicht, dass sie im Stande wären, das Spannungsgesetz aus den Fugen zu bringen. Allerdings würden sich die Verhältnisse so compliciren, dass schwerlich daran zu denken wäre, alle Folgen mathematisch zu berechnen, wie es nach Heidenhain's Hypothese möglich ist.

Betrachtet man alle Folgerungen und Schlüsse, die Heidenhain consequenter Weise aus dem Princip seines Spannungsgesetzes ableitet, so tritt uns die merkwürdige Annahme als leitender Grundsatz entgegen, dass alle Radien sich in einer Spannung befinden, welche genau derjenigen gedehnter Gummifäden entspricht, und dass mithin die Radien einfach durch ihre Elasticität wirken, das heisst, dass sie sich so lange mechanisch verkürzen, als die Widerstände dies gestatten. Dieser Grundidee entspricht auch vollständig Heidenhain's Anschauung, dass die Centrosomen nur als Insertionspunkte der Radien zu betrachten seien und als nicht weiter; dass ihnen eine andere Wirkungsweise also nicht zukommt.

Zu einer solchen Annahme liegt nach meinem Urtheil nicht die geringste Nothwendigkeit vor. Selbst wenn wir die Sätze Heidenhain's über die Lage des Mikrocentrums und des Kerns in der Zelle als erwiesen und richtig annehmen, kann ich nicht finden, dass dies zu der Auffassung führen muss, die Radien seien wie Gummifäden gespannt. Ja noch mehr, ich meine sogar, dass zur Erklärung der Erscheinungen nicht einmal die gleiche „ursprüngliche“ Länge der Radien erforderlich ist. Ueberlegt man andrerseits folgende Principien, so wird man dazu geführt, das Heidenhain'sche Spannungsgesetz auf der oben gekennzeichneten Grundlage abzulehnen.

Er ist ein allgemein gültiger und wohl allseitig zugestandener Satz, dass die Natur mit den einfachsten und zweckmässigsten Mitteln arbeitet, und dass nirgends eine von der Natur gewollte unnöthige Verschwendung an Stoff und Kraft stattfindet. Es wird nun ohne weiteres eingeräumt werden müssen, dass ein solches System von Fäden in jeder Zelle, welches dauernd elastisch gespannt bleiben soll, ganz collossale Mengen an Nahrungsstoffen verbrauchen muss, namentlich wenn man dabei berücksichtigt, dass wir wohl nur den allerkleinsten Theil der centrirten Radien zu Gesicht bekommen, welche in einer Zelle ausgespannt sind. Es ist mir möglich gewesen, die Anzahl der Fibrillen in einer Zelle bei gewissen Eiern zu berechnen, und es hat sich dabei das erstaunliche Resultat ergeben, dass in solcher Zelle 380000 bis 420000 Fäden an der Zellwand inseriren. Diese Zahlen sind nun meines Erachtens für Gewebszellen nicht zutreffend, allein sie lassen doch erkennen, dass die Anzahl der Fibrillen eine ungeheure ist. Sollen diese Fibrillen elastisch gespannt sein und zeitlebens bleiben, so ist sicher ein gewaltiger Stoffverbrauch des Körpers für die Ernährung und Instandhaltung dieser Gebilde erforderlich.

Ganz anders verhält es sich damit, wenn es sich um nicht gespannte Fäden handelt, welche sich nur contrahiren auf besondere Reize hin, welche also Nahrungsmaterial in Form von explosiven Stoffen oder, wie man sich dies sonst vorstellen will, aufgespeichert haben, und davon nur etwas verbrauchen, sobald sie gereizt werden. Wenn man also die Oeconomie der beiden fraglichen Zustände vergleicht und sie prüft auf ihre Existenzwahrscheinlichkeit, prüft an der Hand uns bekannter physiologi-

Gesetze, so wird man sich ohne weiteres dafür entscheiden, den gummiartig gespannten Fäden, welche nur mechanisch sich contrahiren und gegen Reize ganz unempfindlich sind, die Existenz abzusprechen oder sie wenigstens sehr in Frage zu stellen. Denn es erscheint mir sehr fraglich, ob wir in der Natur sonst ganz allgemein analoge Verhältnisse überhaupt auffinden können, ob es in der Natur organische, lebende, elastische Körper giebt, welche trotz längerer beständiger Belastung nichts von ihrer ursprünglichen Elasticität einbüssen und von der Belastung befreit, genau ihre frühere Gestalt wieder einnehmen.

Nach dem Gesagten ist ersichtlich, dass das Heidenhain'sche Spannungsgesetz den fundamentalen Sätzen der Physiologie widerspricht und deshalb in dieser Form abzulehnen ist. Was an seine Stelle zu setzen ist, habe ich schon angedeutet. Wir haben ein centrirtes Fibrillensystem, wir wissen, dass die Fibrillen an der Zellgrenzschicht befestigt sind, dass diese Fibrillen theilweise um den Kern herumlaufen, und dass ein Theil auch mit dem Kern selbst in Verbindung steht.

Es ist ja nun stets daran festzuhalten, dass die Fibrillen diejenigen Organe der Zelle sind, vermöge deren sie im Stande ist, mechanische Wirkungen auszuüben, und dass ihnen eine Contractilität unbedingt zuzuschreiben ist. Aber dieser ganze Apparat kann doch nicht so gedacht werden, dass er gewissermaassen in hoher Spannung der Zelle gegeben und adjustirt ist und nun sich selbst überlassen bleibt, jedem Einfluss der Zelle oder von aussen treffender Reize entzogen und auf alle Insulte immer nur in ganz bestimmter Weise, welche sich aus der Zusammenstellung des Apparats vorausberechnen lässt, reagiren kann. Dies ist ja auch thatsächlich nicht der Fall, wie die Mitose beweist.

Ich meine vielmehr, der Fibrillenapparat kann nur so gedacht werden, dass die Fibrillen sich in einem gewissen Tonus der Contraction befinden, und dass dieser Contractionszustand sich für die Gesammtheit wie für einzelne Fibrillen ändern kann und muss, je nach den Reizen, welche von aussen oder von innen kommen. Es muss dabei ferner angenommen werden, dass dem complicirten Gebilde des Mikrocentrums mit Wahrscheinlichkeit auch eine complicirte Thätigkeit zuzuschreiben ist.

Man kann das Mikrocentrum nicht einfach als Insertionspunkt der Fibrillen auffassen, sondern muss in ihm vielmehr ein

Centralorgan erblicken, welches befähigt ist, die ihm zugesandten Reize auf die Fibrillen zu übertragen und darnach bei diesen eine Verstärkung oder Abschwächung des Tonus hervorzurufen. Es wird hierbei schwer zu entscheiden sein, ob die Fibrillen mit besonderen Organen für die Aufnahme specifischer Reize ausgestattet sind, welche zugleich im Stande sind, die Fortleitung, Uebertragung oder Abschwächung der Reize zu vermitteln, oder ob die Fibrillen selbst an jedem Punkte Reize aufnehmen und fortpflanzen können. Dass ein solches System eine viel complicirtere Einrichtung ist als der einfache von Heidenhain angenommene mechanische Apparat, ist sofort ersichtlich. Es ist aber auch einleuchtend, dass dieses complicirtere System für einen lebenden Organismus das brauchbarere, ja das einzig brauchbare ist und jedenfalls in Bezug auf den Stoffverbrauch das sparsamere. Um es also mit einem Wort auszudrücken, behaupte ich, dass die in der Zelle hervorgebrachten Bewegungen und Kraftäusserungen nicht auf einer einfachen Cytomechanik beruhen, sondern auf Cytodynamik.

Ich muss mir vorbehalten, die hier in Kürze gegebenen Principien der Cytodynamik später im Einzelnen weiter auszuführen. Ich wünsche die vorliegenden Mittheilungen zum vorläufigen Abschluss zu bringen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI.

Die abgebildeten Zellen stammen alle von Salamandra maculosa. Die Vergrösserungen sind nicht berechnet, sondern direkt gemessen. Die Zeichnungen sind alle mit derselben Oellinse 1,30 Ap. angefertigt.

Fig. 1. Spermatocyte mit dichtem Knäuel. 2 Centralkörper mit Strahlen. Sphäre mit doppeltem Körnerkreis. Vergr. 1850.

Fig. 2. Spermatocyte mit Chromosomenbrocken. Maulbeerform der beiden Centralkörper. Lineare Verbindung derselben. Jeder Centralkörper hat eigene Strahlen. Vergr. 3300.

Fig. 3. Spermatocyte wie die vorige zerschnitten. Beide Centralkörper bestehen aus je drei Centrosomenkörnchen, zwei grösseren und einem kleineren. Jedesmal ist das kleinere durch Substanzbrücken mit den beiden grösseren verbunden. Beide Centralkörper sind gleichfalls durch eine Substanzbrücke, die sich zwischen zwei grösseren Centrosomenkörnchen ausspannt, ververbunden. Beide Centralkörper haben eigene Strahlung. Vergr. 3300.

Fig. 4. Spermatocyte mit lockerem Knäuel. In der Sphäre liegen

beide Centrosomen getrennt, sie bestehen aus je drei Centrosomenkörnchen und haben eigene Strahlung. Einige der Strahlen lassen sich durch die Kernhaut bis an die Chromosomen verfolgen. Vergr. 1850.

Fig. 5. Spermatocyte mit lockerem Knäuel. 2 Centralkörper, der eine mit drei, der andere mit vier Centrosomenkörnchen. Zwischen beiden eine junge Spindel von etwa 0,4 μ Länge. Jeder Centralkörper mit eigener Strahlung. Vergr. 2470.

Fig. 6. Spermatocyte mit lockerem Knäuel. 2 Centralkörper durch Spindelfasern mit einander verbunden. Der eine besteht aus drei, der andere aus vier Centrosomenkörnchen, jeder hat eigene Strahlung. Von dem einen Centralkörper gehen Fasern durch die Kernhaut an die Chromosomen. Am entgegengesetzten Kernpole Mikrosomenreihen „concentrische Körnerkreise“ vortäuschend. Vergr. 2470.

Fig. 7. Spermatocyte wie vorher. 2 Centralkörper mit 3 und 4 Centrosomenkörnchen und Strahlen. Vergr. 2470.

Fig. 8, 9, 10. Lymphocyten aus der Leber. Vergr. 3300.

Fig. 8. Mikrocentrum aus drei Centralkörpern bestehend. Der kleinste ist mit den beiden grösseren durch je eine Desmose verbunden. Dicht an einem grösseren liegt ein zweiter kleiner Centralkörper. Jeder Centralkörper hat eigene Strahlung. Deutliche Sphäre und Körnerkreise.

Fig. 9. Dieselben Verhältnisse. Körnerkreise nicht sichtbar.

Fig. 10. Mikrocentrum aus 4 getrennten Centralkörpern bestehend, der eine mit einer Auftreibung versehen. Zwei kleine und zwei grosse liegen sich gegenüber, aber immer nur zwischen einem kleinen und einem grossen Centralkörper sind die Desmosen ausgespannt. Körnerkreise. Gesonderte Strahlung der Centrosomen bemerkbar.

Fig. 11 u. 12. Spermatocyten im Stadium der Mantelfaserbildung. Die Centrosomen haben Maulbeerform, zwischen ihnen die deutliche Centralspindel. Die Umbildung der Lininstränge zu Mantelfasern fällt in die Augen. Ihre Centrirung und Kreuzung ist bereits vorhanden. Kern und Protoplasma sind noch scharf getrennt. Vergr. 1850.

Fig. 13. Spermatogonienkern. Fast alles Chromatin zeigt seine Zusammensetzung aus Kügelchen. Vergr. 1850. (Das feine Faserwerk zwischen den Kügelchen ist nicht mitgezeichnet.)

Fig. 14. Spermatocytenkern. Sublimatfixirung. Die Chromatinbalken haben ihren festen Zusammenhang mit der Kernhaut bewahrt, während das Kernsafteiweiss sich ringsum abgelöst hat. In den Chromatinbalken finden sich helle „leere“ Stellen. Da wo die Balken vom Kernsafteiweiss entblöst sind, erscheinen sie dünner. Vergr. 2470.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.)

Ueber die spontane und unter dem Einflusse eines Entzündung erregenden Agens im Amphibieneie stattfindenden Veränderungen.

Von

Dr. **Giuseppe Levi** aus Florenz.

Hierzu Tafel VII.

Ueber die spontane, physiologisch vorkommende Rückbildung der Eier in den verschiedenen Thieren gibt es zahlreiche Angaben in der Literatur: so finden wir die Beobachtungen von His[1]) bei Knochenfischeneiern, von Eimer[2]) bei Reptilien-, von Brunn[3]) bei Vogel-, von Pflüger[4]), Slaviansky[5]) und anderen bei Säugethiereiern, von Ruge[6]) bei Amphibieneiern. —

Blos mit den letzteren werde ich mich eingehender beschäftigen, weil sie einen näheren Zusammenhang mit dem Gegenstande meiner Untersuchungen haben.

Schon die ältesten Naturforscher (Swammerdamm[7]), Rathke[8])) hatten ein Zugrundegehen einiger Anuren- und Urodeleneier beschrieben.

---

1) W. His, Untersuchungen über das Ei und Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873.

2) Eimer, Dieses Archiv Bd. VIII.

3) A. v. Brunn, Die Rückbildung nicht ausgestossener Eierstockeier bei den Vögeln. Beiträge zur Anat. u. Embr. als Festgabe J. Henle. 1882.

4) Pflüger, Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.

5) Slaviansky, Récherches sur la regression des foll. de Graaf chez la femme. Arch. de Phys. 1874.

6) R. Buge, Vorgänge am Eifollikel der Wirbelthiere. Morpholog. Jahrb. Bd. XV. 1889.

7) Swammerdamm, Biblia naturae. Leydae 1738.

8) Rathke, Neueste Schrift der Naturf. Gesellsch zu Danzig. 1820—1824.

Andere spärliche, unvollkommene Anzeichen finden wir in der Literatur; zum Beispiel einige von O. Schultze[1]) als normal beschriebene Bilder in Eiern von Rana fusca sind wahrscheinlich als Degenerationsformen zu deuten.

Doch eine ausführliche Beschreibung der Rückbildung der Eier einiger Amphibien finden wir bloss in der schönen Arbeit Ruge's (l. c.). Dieser Verfasser beobachtete in reifenden oder gereiften, aber im Ovarium verbleibenden Eiern Lösungsvorgänge des Eiinhaltes, die er als physiologische und in der Reifezeit des Eies periodisch sich wiederholende auffasst: die Eizelle, sobald sie nicht zur rechten Zeit ausgeschieden wird, wird von den Elementen der Umgebung als Fremdkörper zerstört.

Als Beobachtungsmaterial benutzte er Sireden pisciformis und Salamandra maculata. Die genaue und ausführliche Beschreibung Ruge's werde ich später näher berücksichtigen, wenn ich meine Befunde beschreiben werde, um festzustellen, wie weit dieselben mit denen Ruge's sich decken. Es genügt mir jetzt seine Hauptresultate zu erwähnen.

Er beobachtete in den grossen Eiern von Sireden, die im Winter getödtet wurden, eine Schwellung der Follikelzellen und eine Ueberladung derselben mit Dottermaterial. Sehr früh wird das Epithel der ganzen Oberfläche des Eies durch directe Theilung mehrschichtig; die tiefsten Zellen werden vom Dotter umgeben und rücken gegen die Mitte des Eies. Die Zellen des animalen Poles erscheinen dunkel pigmentirt: ein Theil des Pigmentes wird von der Oberfläche durch Zellen in's Innere des Eies transportirt. Ferner wandern auch in's Innere des Eies Elemente aus den Blutgefässen.

Ruge nimmt an, dass nicht nur die Follikelzellen, sondern auch Leukocyten Dotter und Pigment aufnehmen können; der Dotter wird von ihnen erweicht und in umgewandelter Form von der Zelle aufgenommen, die selbst später zu Grunde geht und zerfällt. Später wird derselbe von anderen Generationen von Zellen wieder aufgenommen und weiteren Umwandlungen unterworfen. Dasselbe geschieht mit dem Pigmente, bloss dass dieses viel widerstandsfähiger ist. Später wandern in die sich

---

1) O. Schultze, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLV, 2. 1887.

rückbildenden Eier Blutgefässe ein[1]). Pfister[2]) beschrieb in den Froscheiern einen ähnlichen aber von verschiedenen Ursachen bewirkten Vorgang.

Es handelt sich nicht in dem von Pfister beschriebenen Resorptionsbilde um einen physiologischen, sondern um einen pathologischen, künstlich durch lokale Terpentin-Einspritzungen erregten Prozess. Immerhin ist das anatomische Bild, trotz der Verschiedenheit des Materials, dem von Ruge beschriebenen sehr ähnlich. Pfister beobachtete auch eine Schwellung der Follikelzellen, nachher eine Ablösung derselben von der Wand und eine Einwanderung in's Innere des Eies.

An diesen Prozess ist das Verschwinden des Dotters und die Bildung eines eigenartigen Maschenwerkes geknüpft, welches das ganze Ei durchsetzt. Bemerkenswerth ist, dass Pfister wie Ruge Rückbildungen bloss in den grossen, fast reifen Eiern beobachteten.

Ich habe durch liebenswürdige Anregung von Herrn Geheimrath Hertwig eine Reihe Untersuchungen über diese Frage unternommen. Das von mir gewählte Untersuchungsmaterial waren Ovarien von Rana esculenta und temporaria und Salamandra maculata.

Ich habe ferner ausser mit den Amphibien-, auch mit den Säugethier-Ovarien (Kaninchen) einige Versuche angestellt, über die ich in dieser Arbeit nicht berichten werde wegen der Unvollkommenheit meiner Untersuchungen über dieses Material.

Der Operationsvorgang war ein sehr einfacher: als Entzündungserreger benutzte ich Terpentin, die ich in's Ovarienparenchym mit einer Pravaz-Spritze einspritzte.

Die Experimente wurden in verschiedenen Zeitabschnitten ausgeführt, sodass ich neben, mit reifen Eiern reich versehenen Eierstöcken (im März) auch andere, die fast ausschliesslich mittelgrosse und kleine Eier enthielten, zur Verfügung hatte.

Das Fixirungsmittel, dem ich vor allen den Vorzug gab,

1) Nachträgliche Bemerkung bei der Correctur. — Rassi (Pubbl. del R. Ist. di Studi Sup. — Vol. I.) beobachtete bei Geotriton- und Salamandrina-Eiern Rückbildungsvorgänge, welche den von Ruge beschriebenen sehr ähnlich sind.

2) Pfister, Veränderungen des Froscheies und Eierstockes unter dem Einfluss eines Entzündung erregenden Agens. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. LII. 1898.

war heisse Chromsäure; doch habe ich gefunden, dass die 85° von Born für die Fixirung der Amphibieneier angegebene Temperatur etwas zu hoch ist; 70° heisse Chromsäure fixirt ebensogut und man hat den Vortheil, dass die Färbbarkeit, besonders die der Kerne besser ist, als die in den in heisserer Chromsäure fixirten Präparate. Andere Fixirungsmittel habe ich auch versucht, aber keines hat mir so gute Resultate gegeben. Nur für die Salamanderovarien fand ich Hermann's Flüssigkeit vorzüglich; auch die Schrumpfung des Keimbläschens, die sie hervorbringt, ist gar nicht erheblich.

Ich benutzte verschiedene Färbungen; neben der üblichen Boehmer'schen Hämatoxylin erwies mir auch die Gentianaviolett-Orange G-Doppelfärbung gute Dienste.

Der Zweck meiner Untersuchungen war anfangs nur, den in den Froscheiern von Pfister beobachteten, durch Entzündung hervorgerufenen Degenerationsvorgang noch genauer zu studiren.

Als ich aber in den Fröschen, in denen ich die Entzündung hervorbrachte, die Ovarien von der nicht operirten Seite zu untersuchen anfing, bemerkte ich sofort, dass auch in den normalen Ovarien, wenn auch nicht so zahlreiche, doch dieselben Degeneratiosformen wie in den entzündeten vorkommen. Da meine Untersuchungen im Winter vorgenommen wurden, lag mir der Gedanke nahe, dass dieser Rückbildungsvorgang dem von Ruge in Sirede- und Salamandraeiern beobachteten entspräche.

Mit dem will ich nicht behaupten, dass die von Pfister beschriebenen Bilder normal wären, und dass in der Bildung derselben der Entzündungsvorgang keine Rolle spielte; auch in meinen entzündeten Ovarien war die Zahl der in Degeneration sich befindenden Eier viel grösser als in dem normalen desselben Thieres. Ich betone bloss, dass das anatomische Bild unter dem Entzündungsvorgange vollkommen dasselbe sei, wie in den normalen, unbefruchteten, spontan sich im Winter rückbildenden Eiern.

Ich vermuthe, dass die direkt einwirkende Schädlichkeit nur jene Eier zu Grunde richtet, die minder widerstandsfähig sind, weil sie der spontanen Rückbildung geweiht sind; die unter der Entzündung sich rückbildenden würden in einer früheren oder späteren Zeit spontan zu Grunde gehen; dieselbe

ruft eine Beschleunigung eines sonst physiologisch vorkommenden Vorganges hervor.

Als Stütze zu dieser Annahme hebe ich folgende Thatsachen hervor:

1. Dass man auch in dem Bezirke, in welchem das Aetzagens stärker eingewirkt hat, entartete neben vollkommen unversehrten Eiern trifft.

2. Dass der von Pfister beschriebene Vorgang bloss in den grossen, fast reifen Eiern vorkommt.

3. Dass das Aetzagens nur in bestimmten Monaten diese Degenerationsform der grossen Eier hervorbringt, und zwar in reichlicher Menge im Dezember und Januar; im Februar und im März aber konnte ich nicht einmal die wabenartige Umwandlung der grossen Eier wahrnehmen.

4. Dagegen andere Degenerationsformen der grossen, mittleren und kleinen Eier, die mit einem ganz verschiedenen anatomischen Bilde, das ich später beschreiben werde, verlaufen, in allen Experimenten, unabhängig von der Jahreszeit in der sie ausgeführt wurden vorkommen.

Natürlich beziehen sich meine Beobachtungen hauptsächlich auf experimentell veränderte Eier, weil in ihnen der ganze Vorgang viel einfacher und leichter zu verfolgen ist wegen der grossen Zahl der Uebergangsstadien, die man vor sich hat. Doch konnte ich die Existenz aller derselben Stufen, auch in den normal sich rückbildenden Eiern und die volle Uebereinstimmung der beiden Vorgänge feststellen.

Befunde in den Froscheiern.

Meine Beobachtungen können die Umwandlung der Froscheier in ein netzförmiges Gewebe, die Pfister zuerst beschrieb, bestätigen. Bevor ich in die weiteren Befunde eingehe, werde ich eine Darstellung dessen geben, das meine Präparate ergeben haben, die sehr wenig von der von Pfister gegebenen abweicht; nur konnte ich das Ganze auf Grund eines grösseren Materials genauer und in vollkommener Weise verfolgen.

Ich bin zur Ueberzeugung gelangt, dass die Rückbildung nur in den grossen, der Reifezeit nahen Eiern zu sehen ist (900 µ

und 1000 μ Durchmesser), die sich also ungefähr im 5. Stadium der Reifezeit nach Born [1]) befinden.

Die erste Veränderung, die in übrigens vollkommen normal aussehenden Eier wahrzunehmen ist, ist die Veränderung der Membrane. Das normale Froschei besitzt eine äussere platte Epithelschicht, ferner eine mittlere fein gestreifte, mit charakteristischen dunkeln, spindelförmigen Kernen versehene Membran, drittens eine Schicht Kerne, die ebenfalls spindelförmig, aber nicht so linienförmig und dunkel aussehen, wie die der beiden äusseren Schichten; viertens eine zarte, structurlose Membran, die Dotterhaut, die dem Dotter angrenzt.

Die äussere Epithelschicht mit ihren langen dunkeln Kernen, die auf der äusseren Fläche derselben aufsitzen, und die mittlere Membran zeigen in den ersten Stadien keine Veränderung: auch die Dotterhaut ist normal; nur ist sie ein wenig aufgehoben, so dass eine Spalte zwischen derselben und der darüber liegenden Follikelhaut entstanden ist; selten findet man sie etwas verstärkt.

Die Follikelkerne, die auf der inneren Fläche einer äusserst zarten, strukturlosen Membran aufsetzen, sehen ein wenig geschwollen aus, sie haben ihre langgestreckte Gestalt eingebüsst; auch der blasse, feinkörniges Protoplasmasaum, der sie umgiebt, ist ein wenig geschwollen; sie bilden einen Vorsprung gegen die Dotterhaut. Einige, in denen die Schwellung erheblicher ist, sind von der Wand losgelöst, und manchmal, wenn auch sehr selten, wandern sie durch die unversehrte Dotterhaut, zwischen die peripheresten Dotterplättchen; in diesen Stellen ist schon das Auftreten feiner Pigmentgranula wahrzunehmen.

Ich kann nicht die Behauptung Pfister's bestätigen, dass die Schwellung dieser Kerne bloss in der Nähe der Capillaren anfangs stattfindet, sondern ich habe beobachtet, dass die Schwellung in den frühesten Stadien nur in der pigmentfreien, mit grossen Dotterplättchen versehenen (vegetativen) Hälfte, unabhängig von der Capillar-Vertheilung, stattfindet, indem in der animalen Hälfte die Follikelkerne vollkommen normal aussehen. Ich hebe diese Thatsache hervor, weil sie mit den Befunden weiterer Stadien in Zusammenhang gebracht werden kann.

In einem späteren Stadium verändert sich oft die kreis-

1) G. Born, Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. 1894.

runde Form des Eies in eine elliptische; manchmal habe ich eine Länge von 1000 μ und eine Breite von 900 μ beobachtet; andere Eier gewinnen eine biscuitförmige Gestalt. Dies beruht selbstverständlich auf rein mechanischen Ursachen, auf dem Druck, der an der Peripherie des Eies seitens der benachbarten, unversehrten Eier auf die durch pathologische Durchtränkung erweichte Eizelle ausgeübt wird.

Der Dottergehalt ist normal und ausser den an der Peripherie sich abspielenden Veränderungen zeigt sich das Ei unversehrt: ich konnte in einigen solcher Eier die Existenz eines Keimbläschens feststellen. Die äussere Epithelschicht und die mittlere Hülle, die in den normalen grossen Eiern als eine einzige Hülle aussehen, haben sich an einigen Stellen in zwei Blätter auseinandergesetzt; und in deren Spalte sind einige rothe Blutkörperchen und kleine Capillaren zu sehen.

Die Dotterhaut ist verschwunden, so dass die aufgeblähten, schräggestellten Follikelkerne, von einem blassen Protoplasmasaume umgeben, frei in den Dotter hineinragen.

Ihre Struktur ist sehr verändert: sie sind nicht nur geschwollen, auch ihre Contour ist unregelmässig, ihr centrales Ende zugespitzt geworden, der Kerninhalt viel blasser (Fig 2a).

Im Protoplasma der Follikelzellen sind Dotterplättchen und Pigmentkörnchen enthalten. — In einem weiteren Stadium rücken die Kerne von der Wand gegen das Innere des Eies und schleppen mit sich ihren blassen Protoplasmasaum; durch die Verschmelzung des Protoplasmas verschiedener Zellen entsteht ein blasses, homogenes, strukturloses Gewebe, welches durch kreisrunde, in ihrer Grösse verschiedene Lücken unterbrochen wird: im mikroskopischen Schnitte sieht das ganze als ein mit starken Maschen versehenes Maschenwerk aus; die Wand dieser kreisrunden Maschen (Fig. 2b), die nichts anderes als das Protoplasma der Follikelkerne sind, enthält feine Pigmentkörnchen (Fig. 2c); ferner sind in der Wand und auch in der Höhle der Maschen Dotterplättchen enthalten. Aber, wie wir später besser erklären werden, ist das Ganze als ein Wabenwerk und nicht als ein Maschenwerk aufzufassen.

Durch die Follikelzellen Einwanderung bildet sich eine ringförmige Zone, die sich scharf durch ihren Pigmentgehalt, durch die Maschenbildung und durch ihre Kerne von dem

übrigen unversehrten Dotter unterscheidet; sehr oft entsteht auch zwischen den beiden Zonen eine Lücke; ob diese künstlich durch die Fixirung hervorgebracht wird, ist nicht zu entscheiden, jedenfalls ist sie ein Kennzeichen der Verschiedenheit des veränderten peripheren von dem centralen unversehrten Dotter.

Hervorzuheben ist, dass dieser Ring aus veränderter Eisubstanz eine verschiedene Struktur in den beiden Hälften des Umfanges des Eies hat. In einem Bezirke, der ungefähr der Hälfte des ganzen Umfanges des Eies entspricht, sind die Maschen viel dichter als in der anderen Hälfte; ferner ist in derselben die Pigmentmenge viel reichhaltiger und hat eine andere Anordnung.

In der Eihälfte in der die Waben lockerer sind, sind die Pigmentgranula staubig und fein vertheilt; in der anderen decken die groben Pigmenthaufen die Wand der Waben vollständig, so dass dieselben ihren scharfen Contour einbüssen. Wenn wir das Aussehen der Dotterplättchen in den beiden Parthien näher betrachten, können wir sofort die Thatsache feststellen, dass die Veränderungszone, in der die Waben lockerer sind, dem vegetativen Pole des Eies, während die pigmentreichere dem animalen entspricht.

Was die Veränderungen des Dotters in diesen Zonen betrifft, konnte ich beobachten, dass der Contour der Dotterplättchen unregelmässig wird, ferner dass sie sich in kleine Körnchen zertheilen, und dass merkwürdiger Weise die Theilung oft durch eine regelmässige, äquatoriale Ebene (Fig. 2d), die das Dotterplättchen in zwei Hälften wie in der Zelltheilung einschnürt, erfolgt: Die starke Basophilie, die die Plättchen besitzen, erhält sich auch in den aus ihnen entstandenen Bröckeln, doch sind mir manchmal auch acidophile Dotterplättchen aufgestossen. Die vorliegenden Beobachtungen wurden hauptsächlich an der vegetativen Hälfte ausgeführt, wo dieselben durch den kleineren Gehalt an Pigment und die ansehnliche Grösse der Plättchen viel leichter waren.

Ueber die Art der Rückbildung des Keimbläschens konnte ich leider gar nichts Sicheres feststellen. In dieser Periode, die wir als sehr frühzeitig betrachten können, ist nie eine Spur von Keimbläschen zu finden; es muss äusserst rasch ver-

schwinden, ohne dass die Veränderungen, die in demselben stattfinden, verfolgt werden können.

In späteren Stadien nimmt der Ring wabenartiger, pigmentirter Substanz ziemlich rasch an Dicke zu. Und die Art des Wachsthums dieses Gewebes ist dieselbe wie die vorher beschriebene; die eingewanderten Zellen, die an der inneren Peripherie des Ringes sich befinden, wandeln sich in die Wabenwandungen um.

Aber in Folge dieses Wachsthums wird der Unterschied zwischen den beiden Hälften des umgewandelten Eies viel prägnanter (Fig. 1). In der Zone, die dem vegetativen Pole entspricht, nimmt das Wabenwerk eine viel grössere Ausdehnung (oft die doppelte als die andere, Fig 1 a) ein, sind die Pigmentkörner wie zerstäubt (Fig 2 c) und sehr spärlich, so dass viele Wabenwandungen vollkommen frei von denselben bleiben (Fig 2 b); im Gegentheil in den übrigen Parthien ist die Pigmentlagerung so stark, dass sie die Wabenwandungen ganz bedeckt und dieselben vollkommen pigmenthaltig, viel dicker und verwischt aussehen (Fig 1 b); das ganze Wabenwerk sieht viel dichter aus, die Wabenhöhlungen viel kleiner.

Die Pigmentmenge ist so gross, dass wenn die vorigen Stadien uns nicht vorliegen würden, es unmöglich zu bestimmen wäre ob diesem dichten, pigmenthaltigen Maschenwerke die zierliche wabenartige Struktur, die in den entgegengesetzten Theilen des Eies sich findet, zur Grundlage liege. Die beiden so verschiedenen Gebilde setzen sich das eine in das andere durch Uebergangsstufen allmählich fort.

Auch die Kernvertheilung ist nicht gleichmässig in dem ganzen Wabenwerke. In der vegetativen Hälfte sind die Kerne besonders zahlreich am inneren Contour des Ringes, der gewissermaassen eine Wachsthumszone bildet, weil er zum Aufbaue neues wabigen Gewebes bestimmt ist. Die Gestalt der Kerne dieser Zone deutet uns an, dass sie ihre definitive Stelle nicht erreicht haben; ihr Contour ist zackig und ihr inneres Ende ist zugespitzt. Merkmale, die auf eine amöboide Bewegung der Kerne schliessen lassen; dagegen die Kerne, die in den äusseren schon organisirten Theilen des Wabenwerkes zu sehen sind, die also eine definitive Stelle erreicht haben, sind oval und haben einen regelmässigen Contour (Fig. 2 a).

In der animalen, pigmentreicheren Hälfte sind kaum einige Kerne zu sehen; doch, bei Beobachtung mit Immersionsystemen mit einiger Mühe kann man andere Kerne unter den groben Pigmentschollen entdecken, so dass man die Ueberzeugung gewinnt, dass ihre Zahl vielleicht nicht kleiner als in dem entgegengesetzten Pole ist, aber sie der grossen Menge von Pigmentschollen wegen sich der Beobachtung entziehen.

Es ist sicher, dass die Zahl der Kerne mit dem Wachsthum des Wabengewebes zunimmt: ich habe oft direkte Theilung in denselben beobachtet, die gar nicht von der als typisch beschriebenen abweicht; es bildet sich eine Scheidewand äquatorial dem Kerne; weiter schnürt sich die Kernmembran an den beiden Seiten ab und dann findet die Trennung der beiden Hälften statt; eine Theilung des Nucleolus konnte ich nicht wahrnehmen. Ich konnte nie beobachten, dass neue Elemente von der Membran aus sich den alten zugesellen, wie Pfister behauptet.

Um eine derartige Meinung aufrecht halten zu können, müsste man annehmen, dass in der mittleren faserhaltigen Hülle, die, wie ich später anführen werde, ganz verschiedenen Ursprungs von dem Follikelepithel ist, eine Schwellung und von derselben eine Einwanderung von Zellen stattfindet. Denn es ist unzweifelhaft, dass in dieser Periode alle die Zellen des Follikelepithels eingewandert sind und keine Spur von denselben an der Peripherie zu finden ist. Ich konnte eine Zunahme der Fasern und der Kerne der mittleren Membran wahrnehmen; aber nie eine Schwellung ihrer Kerne, noch ein Hineinragen derselben auf ihrer inneren Oberfläche, so dass die Vermuthung einer Einwanderung derselben in's Innere der Eizelle berechtigt wäre.

Was die äussere Epithelschicht (Innenepithel Schultze's) betrifft, konnte ich in diesen vorgerückten Stadien der Umwandlung bemerken, dass sie sich in einigen Stellen von der mittleren Hülle abspaltet; ferner dass ihre Struktur einer tiefen Umwandlung entgegengeht, weil in ihr feine Fasern erscheinen, so dass sie der mittleren Hülle vollkommen ähnlich wird.

Was den Dotter betrifft, so werden die im Wabenwerke zerstreuten Dotterplättchen in dieser Periode sehr spärlich, bis sie in den folgenden Stadien vollkommen verschwinden. In der Mitte

des Eies, im pigmenthaltigen Ringe eingeschlossen, und durch eine Spalte von demselben getrennt, findet man eine Menge Dotter, welche weder qualitativ noch quantitativ Veränderungen darbietet; nur nimmt seine Menge mit der Zunahme des pigmenthaltigen Wabenwerkes ab. Aber in späteren Stadien wandern einige Follikelkerne in die Mitte des Dotters ein und von da aus geht auch die centrale Dottermenge tiefen Veränderungen entgegen (Fig. 1c). Die Dotterplättchen schwellen stark, ihr Contour wird zackig, sie zerbröckeln sich (ähnliche Veränderungen habe ich in den peripheren Theilen in früheren Stadien beschrieben): zwischen denselben sind unregelmässige Pigmentklumpen zu sehen, welche basophile, wahrscheinlich aus zerbröckelten Dotterplättchen herrührende Granula enthalten. Einige Pigmenthaufen enthalten eingewanderte Kerne (Fig 1c) und in denselben sind immer fein vertheilte Pigmentkörnchen und nicht selten ein Wabenwerk, das ganz dem peripheren ähnlich ist, zu unterscheiden; diese Pigmentklumpen sind immer von einem Ringe von Dotterplättchen umgeben. Es ist leicht zu erkennen, dass die centralen Pigmentklumpen zu dem Aufbaue des peripheren, pigmentartigen Ringes beitragen, indem sie sich mit ihm vereinigen.

Durch diesen Prozess wird der centrale Dottergehalt immer spärlicher bis zum Verschwinden; auch die basophilen Körner und die Pigmentklumpen verschwinden und das ganze Ei wird in ein pigmentartiges Wabenwerk umgewandelt, in dem keine Spur von Dotter mehr zu sehen ist. Wenn die Uebergangsstadien uns nicht vorliegen würden, wäre es unmöglich diese Figur als ein Ei zu erkennen: auch sein Volumen ist stark vermindert (600 μ und höchstens bis 750 μ Durchmesser).

Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Volumenabnahme durch allmähliche Schrumpfung des Wabenwerkes bewirkt wird. Auch in diesem Schrumpfungsprozesse verhalten sich die beiden Hälften des Eies gründlich verschieden.

Eine Schrumpfung der Waben der pigmentarmen Hälfte (Fig 3a) ist kaum zu erkennen; ihr Contour behält sich immer glatt, ihre Wandung ist immer mit pulverartigen Granula bedeckt: ebenso ihre Ausdehnung vermindert sich nicht, so dass durch ihre kaum wahrnehmbaren Veränderungen die Schrumpfung des Eies nicht erklärbar wäre.

Dagegen schrumpft die pigmentreiche Hälfte (Fig. 3 b) erheblich; ihre Ausdehnung, in den Schnitten berechnet, ist kaum ein Drittel der ganzen Oberfläche des Eies; ihr Pigmentgehalt scheint noch erheblicher als in den vorigen Stadien zu sein. — Aber dass eine wirkliche Zunahme des Pigmentes des Eies in vorgerückten Stadien stattfinde, scheint mir zweifelhaft und ich glaube, dass die scheinbare Zunahme des Pigmentes nur auf die Schrumpfung dieses Theiles des Eies zu beziehen ist, wodurch das in einem kleineren Raume zusammengedrängte Pigment erheblicher erscheint. Durch die Schrumpfung wird selbstverständlich das Wabenwerk noch verwischter als in den vorigen Stadien. Die Kerne, die sich in den Wandungen der Waben der pigmentarmen Hälfte befinden (Fig. 3 c), werden kleiner und dunkler; im pigmentreichen Theile sind nicht mehr Kerne zu erkennen.

Wenn das Wabenwerk dieses Aussehen erworben hat, und manchmal auch früher, ist eine Einwanderung von Capillaren von der Peripherie aus zu beobachten. Ganz eigenartig ist das Bild welches ein am 11. Tage nach der Terpentineinspritzung getödteter Frosch, mir darbot: zahlreiche Eier befanden sich in vorgeschrittener wabenartiger Umwandung und enthielten dazu eine grosse Zahl Blutkörperchen, die nicht im Lumen von Capillaren, aber frei im Wabenwerke sich befand (Fig. 3 d); Capillare waren bloss an der Peripherie des Eies zu erkennen (Fig. 3 e). Die Blutkörperchen, welche die Waben strotzend erfüllten, hatten einige von denselben erweitert, andere zerstört. Diese Beobachtung hat ein gewisses Interesse, weil sie uns den Schluss zu ziehen erlaubt, dass die in Frage kommenden Waben, trotz ihres zierlichen Aussehens, eine ziemlich feste Consistenz besitzen müssen, wenn sie die Wand einer Capillare ersetzen können und durch das sie strotzende Blut sich erweitern lassen; und dass eine Erweiterung der Waben durch das sie erfüllende Blut wirklich stattfindet, wird von der Thatsache bestätigt, dass in der Nähe des Blutherdes, als dieser sehr beträchtlich war, die Waben oft zusammengedrängt aussahen.

In nachfolgenden Stadien findet man keine Gefässernährung mehr; auch die Capillaren, die in allen Stadien sich an der Peripherie des Eies finden, verschwinden spurlos. Die Schrumpfung des Wabenwerkes schreitet fort, es findet ferner eine Diffusion

des Pigmentes über jenen (vegetativen) Theil des Eies, der bis jetzt pigmentärmer geblieben war, statt. Der Durchmesser des Eies reducirt sich auf 300 μ und auch weniger. Es ist in demselben weder eine Spur von Kernen, noch ein Wabenwerk zu erkennen; das Ganze erhält das Aussehen einer mit Pigmentklumpen ausgefüllten Sphäre.

Von diesen Pigmentsphären findet man eine ziemlich zahlreiche Menge in normalen, im Februar oder am Anfange März getödteten Frösche. Ob sie später einer Resorption entgegengehen ist mir unbekannt.

Ein gründlich verschiedenes Bild wird uns von anderen, in Rückbildung sich befindenden Eiern dargeboten.

Ich traf diese Art der Veränderung nur in den durch den Entzündungsprozess veränderten Ovarien und nie in normalen Winterfroschovarien. Also sie kann nicht der spontan auftretenden Rückbildung der unbefruchteten Eier, wie die eben beschriebene angereiht werden.

Die beiden charakteristischen Merkmale, welche diese Art der Veränderung kennzeichnen, sind die Verstärkung der Dotterhaut und die Verschmälerung der Follikelkerne. Dieselbe trifft nicht nur die grossen Eier, wie die eben besprochene, sondern auch die mittelgrossen.

Die ersten Modificationen, die sehr früh, einen Tag nach der Verletzung, in einem beschränkten Bezirke der Peripherie des Eies, welcher als die vegetative Hälfte wegen seiner Pigmentarmuth leicht erkannt werden kann, eintreten, sind eine Schwellung der Follikelkerne und eine Verstärkung der Dotterhaut; übrigens weder die äussere Membran, noch der Dotter, noch das Keimbläschen zeigen irgend welche Veränderungen. Bloss die Form des Eies, anstatt kreisrund, ist oval geworden. Später scheidet sich die äussere Epithelschicht von der mittleren Hülle ab und wandelt sich in eine faserige Membran um; zwischen den beiden befinden sich zerstreute Blutkörperchen und Capillaren; die Dotterhaut ist erheblich stärker geworden und acidophil (Fig. 4 c), so dass sie sich von den basophilen Dotterplättchen, die von ihr eingeschlossen sind, deutlich abhebt. Aber das Auffallendste ist die Verlängerung und Verschmälerung der Follikelkerne; dieselben trennen sich gar nicht von der Wand

ab wie in der vorher beschriebenen Art der Veränderung: aber sie ziehen sich viel in die Länge und sie verschmälern sich, indem sie mit einem Ende an der äusseren Membran haften; ihre Verschmälerung ist nicht gleichmässig; sie sind etwas stärker an dem äusseren Ende das an der Wand haftet, sehr schmal in der Mitte und ein wenig angeschwollen an dem inneren Ende, welches gegen den Dotter hervorrückt; ihre Struktur verändert sich auch je nach dem Stadium der Umwandlung, in dem sie sich befinden; wenn sie eine Länge von 20 μ und eine Stärke von 4 μ haben, ist in denselben noch eine Kernmembran und eine feine Längsstreifung zu erkennen. Je mehr sie sich verlängern und verschmälern, desto mehr wird die innere Längsstreifung immer undeutlicher; sie verlieren ferner ihren geradlinigen Verlauf.

Wenn sie eine Länge von 40 μ erreicht haben, sehen sie wie feine, geschlängelte, durch den basischen Farbstoff tief gefärbte Fäden aus; manchmal ist ihre Länge noch erheblicher (60—65 μ), und in den Endstadien, die wir später besprechen werden, übertrifft sie 100 μ.

Im Ganzen bieten sie eine gewisse Aehnlichkeit in ihrer Form mit Spermatozoen. Es wäre unmöglich diese eigenthümlichen Bilder als Kerne zu erkennen, trotz ihrer grossen Affinität für basische Farbstoffe, wenn alle Uebergangsstufen von den Follikelkernen, von denen sie herrühren, uns nicht vorliegen würden. Die Dotterhaut inzwischen ist tieferen Veränderungen entgegengegangen; sie bewahrt ihre Beschaffenheit strukturloser Membran, aber sie wird noch stärker, färbt sich mit sauren Farbstoffen intensiv und hat einen besonderen Glanz (Fig. 4 c); auch ihre Form ist stark verändert; der Contour ist nicht mehr glatt, aber zeigt zahlreiche tiefe Falten: und in jede dieser Falten ragen einige von den von mir eben beschriebenen Kernen hinein. Gewöhnlich ist die Tiefe der Falte in Zusammenhang mit der Länge und auch mit der Anzahl der Kerne: in den schmäleren Falten findet man gewöhnlich einen Kern für jeden mikroskopischen Schnitt; aber da jede Falte viele Schnitte hindurch verfolgt werden kann, ist natürlich die Zahl der Kerne, die in jede Falte hineinragen, sehr gross; in den tieferen Falten ragen oft in jedem Schnitte eine grosse Anzahl von Kernec hinein (Fig. 5).

Man gewinnt den Eindruck, dass das Hervorrücken der

inneren Ende dieser Kerne gegen das Innere des Eies, indem die äusseren Ende an der Follikelhülle fest bleiben, die Ausstülpungen der Membran hervorbringe. Ob dies wirklich der Fall sei, werde ich später feststellen.

Ich muss betonen, dass die Verstärkung der Dotterhaut nicht immer einen solchen Grad, wie in dem in Fig. 4 abgebildeten Eie erreicht; in Fig. 5 z. B. ist sie sehr dünn; man muss doch darauf achten, dass in diesem Falle die Färbung (Boehmersches Hämatoxylin) nicht so geignet war, um diese Membran, die sich besonders intensiv mit sauren Farbstoffen färbt, hervorzuheben.

Jedenfalls bietet die Stärke der Dotterhaut in dieser Art der Veränderung grosse Verschiedenheiten. Ich glaube auch behaupten zu können, dass man die erhebliche Verstärkung der Dotterhaut, wie die in Fig. 4 abgebildete, bloss in den grossen Eiern findet, die minderen Grade in den mittelgrossen. Ich will aber hervorheben, dass über die Grösse der beiden Eierarten das Urtheil nicht sicher ist, weil der Faltungsprocess eine erhebliche Verminderung des Volumens des Eies hervorbringt, so dass wir keinen Anhaltspunkt haben, um aus solchen Bildern das ursprüngliche Volumen des Eies zu beurtheilen.

Bleibt es aber aus dem vorhergesagten jedenfalls bestehen, dass in diesem Typus der Veränderung die Dotterhaut Stärkeverschiedenheiten bieten kann, aber in keinem Falle fehlt, so dass die Follikelkerne frei in den Dotter hineinragen können: immer bildet sie eine echte Hülle für den Dotter, die von den Follikelkernen in Falten eingestülpt wird.

Giebt es einen Unterschied in dem Verhalten der Follikelkerne und der Dotterhaut zwischen den beiden Polen des Eies wie in dem ersten Typus der Veränderung? Ich habe beobachtet, dass in dem vegativen, pigmentärmeren, mit grossen Dotterplättchen versehenen Pole die Falten der Dotterhaut tiefer hineinragen; in Folge dessen sind die Kerne länger und schmäler; in Fig. 4 und 5 besonders auffallend ist eine tiefe, breite Falte, in die, hauptsächlich in Fig. 5, massenhafte Kerne hineinragen.

Was die übrigen Veränderungen des Inhaltes des Eies betrifft, so sind sie sehr wenig erheblich, auch wenn die Hüllen tief umgestaltet sind. Die Dotterplättchen bewahren ihre charakteristische Gestalt, das Pigment des animalen Poles nimmt

gar nicht zu, auch wenn die ganze Peripherie des Eies gefaltet ist. Das Keimbläschen ist unversehrt, auch bei ziemlich tief veränderten Eiern: in einem mittleren Ei, in welchem die Follikelkerne eine Länge von 10—20 μ erreicht hatten, ist das Keimbläschen vollkommen erhalten; es waren in demselben noch die Chromatinfäden zu sehen und die Färbbarkeit der Kernkörperchen ist gar nicht verloren.

Aus dem bisher Gesagten hebt sich der Gegensatz zwischen dem vorher beschriebenen und diesem Process hervor: indem der erste durch das frühzeitige Zugrundegehen des Keimbläschens und die allmähliche Umwandlung des Dotters gekennzeichnet wird, bleiben in dem zweiten beide Bestandtheile des Eies lange unversehrt.

Das endgültige Schicksal dieser Veränderung bietet Verschiedenheiten, die von dem ursprünglichen Verhalten der Dotterhaut abhängen. In den grossen Eiern, in denen die Dotterhaut sehr stark wird, setzt sich die Bildung der Falten allmählich fort: es entstehen auch secundäre Falten, so dass der Dotter allmählich zusammengedrängt und der Raum, den er besass, reducirt wird; es findet sicher eine Resorption des Dotters statt, aber die Art derselben konnte ich gar nicht feststellen; sicher sind Zellen an ihr nicht betheiligt, weil stets der Dotter durch die Dotterhaut von den angrenzenden fadenförmigen Kernen getrennt ist.

In späteren Stadien sind zwischen dem äusserst complicirten Gewirre von Falten zertreute Dotterplättchen und pulverartiges Pigment zu sehen.

In den mittleren Eiern, in denen die Dotterhaut dünn bleibt, spielen sich die Vorgänge verschieden ab. Als Endstadium derselben betrachte ich das in Fig. 6 reproducirte Bild.

Dasselbe könnte gar nicht als von einem Eie herrührendes erkannt werden, weil die Hüllen, der Dotter etc., alles spurlos verschwunden ist: es bleiben nur die massenhaften, in starken Büscheln gesammelten enorm in die Länge gezogenen — sie erreichen bis 100 μ und auch mehr Länge — und verschmälerten Kernfäden, von denen bis jetzt die Rede war, übrig (Fig. 6). Für die Einatur des Ganzen spricht nur die Thatsache, dass wir diese langen Fäden aus Umwandlung von Follikelzellen herkommen sehen; man könnte den Einwand erheben, dass dieselben

aus Umwandlung der Kerne des Innenepithels Schultze's ausserhalb des Eies herrühren: aber ich kann mit Sicherheit behaupten, dass in der grossen Zahl von Experimenten, die ich unternommen habe (20), ich nie eine Spur von fadenförmigen Umwandlungen von Kernen ausserhalb des Eies beobachtet habe.

Wenn wir näher die Fig. 6 betrachten, sehen wir, dass die Fäden einer verdickten, mit derben Fasern und spärlichen Kernen versehenen Bindegewebsmembran angelagert sind und in der Ovarialhöhle frei mit einer kleinen Verdickung enden. Sie sind äusserst dicht gedrängt, so dass in Schnitten von 10 µ Dicke die einzelnen Fäden kaum zu erkennen sind. Wenn man die Figur mit schwacher Vergrösserung betrachtet, sieht eine Fädengruppe wie ein Baum aus, der an den Seiten mit Zweigen versehen ist. Aber die Hauptzahl der Fäden bildet am Ende des Stammes eine flache, breite Endverzweigung, die, wenn man den Vergleich mit einem Baume fortsetzen will, der Blattkrone eines Palmenbaumes ähnelt und, sich mit der der benachbarten Bäume vereinigend, eine Art Gewölbe bildet.

Auf welche Weise diese eigenartige Bildung aus den fadenförmigen Kernen der mittelgrossen Eier entstanden ist, genau festzustellen, war mir leider unmöglich wegen Mangel von Uebergangsstufen. Wie z. B. die Fäden so zahlreich und zusammengedrängt werden, blieb mir unklar.

Ich werde noch die Veränderungen der kleinen dotterfreien Eier beschreiben. In normalen Eierstöcken von Winterfröschen konnte ich keine Rückbildungsvorgänge in denselben beobachten. Veränderungen treten bloss in den entzündeten ein.

Die kleinsten 25—30 µ Eier gehen durch einfache hyaline Entartung zu Grunde; das Cytoplasma färbte sich in denselben tief roth mit Hämatoxylin, die Contouren des Keimbläschens waren verwischt geworden; es ist keine Kerneinwanderung in diesen Zellen zu beobachten. In den 50—150 µ Eiern treten die Veränderungen spät ein; gewöhnlich sind sie häufiger in den nach 9—12 Tagen getödteten Thieren; in den ersten Tagen nach der Verletzung sind sie spärlich und unbedeutend.

Die Form ist oft verändert. Die äussere Hülle in den 50—150 µ Eiern sieht normal aus, auch wenn das Protoplasma der Eizelle angegriffen ist; aber in 150—200 µ Durchm. Eiern

spaltet sie sich in zwei Blätter — ebenso wie in den mittleren und grossen Eiern — zwischen denen aufgeblähte Kerne und rothe Blutkörperchen sich befinden. Die Follikelkerne schwellen, werden oval, erreichen eine schräge Stellung und ragen direkt in das Protoplasma der Eizelle hinein, welches etwas grob granulirt geworden ist. Diese Kerne, die keinen Protoplasmasaum um sich aufweisen, wahrscheinlich weil derselbe in dem Cytoplasma der Eizelle undeutlich wird, lösen sich sehr schnell von der Wand ab und wandern in's Innere der Eizelle ein.

In 250—300 μ Durchm. Eizellen ist das Verhalten der Kerne verschieden; sie stellen sich schräg auf der Wand und ziehen sich in die Länge, indem sie mit ihrem äusseren Ende der Membran anhaften; ihr inneres Ende ragt in's Protoplasma hinein, welches inzwischen ein grobgranulirtes und dunkles Aussehen angenommen hat.

Wir haben also vor uns ein ähnliches Verhalten, wie wir es in den grossen und mittleren Eiern beschrieben haben; es besteht nur der Unterschied, dass in den kleinen Eiern keine Dotterhaut existirt und dass die Kerne nur eine mässige Länge erreichen (selten über 25 μ).

Es ist möglich, dass trotz der Einwanderung von Kernen Cytoplasma und Keimbläschen der Eizelle keine Veränderungen aufweisen; ich sah Kerne in das unversehrte Keimbläschen selbst hineinragen; nur wenn die Kerne zahlreicher — durch direkte Theilung — werden, geht die Zelle dem granulösen Zerfall entgegen; ihr Protoplasma verwandelt sich in grobe, unregelmässige Klumpen.

In diesen späten Veränderungsstufen beobachtete ich eine Einwanderung von Leukocyten, die leicht durch ihren dunklen, unregelmässigen Kern von den Follikelzellen und von rothen Blutkörperchen zu unterscheiden sind: die letzten, sobald sie in's Eiprotoplasma gelangt sind, eilen dem Zerfall entgegen; ihr Kern wird homogen, sehr dunkel färbbar und zerbröckelt sich.

Als definitive Umwandlungsprodukte der kleinen Eier betrachte ich kleine (20 μ Durchm.) sphärische Gebilde, die mit einer dicken faserigen Hülle versehen sind und zahlreiche, den Follikelkernen sehr ähnliche Elemente dichtgedrängt enthalten; vom Protoplasma findet man keine Spur mehr; zwischen den Kernen giebt es nur hellgelbe Pigmentklumpen.

Bevor ich mit den sämmtlichen Befunden in den Froscheiern schliesse, will ich die spärlichen Beobachtungen über die Veränderungen des Keimbläschens, die ich in meinen Präparaten machen konnte, auseinandersetzen. In dem ersten Typus der Veränderung — spontane Rückbildung des Eies — geht das Keimbläschen frühzeitiger als alle anderen Bestandtheile des Eies zu Grunde; in dem zweiten Typus dagegen erhält es sich lange unversehrt auch bei ziemlich vorgeschrittenen, peripheren Alterationen.

Aber in beiden Fällen bietet dieses Studium nicht geringe Schwierigkeiten, hauptsächlich, wie Pfister betont, wegen der Kürze der Zeit, welche von dem Beginne der Veränderung bis zum Verschwinden des Keimbläschens verstreicht; der Vorgang muss ausserordentlich rasch verlaufen, weil ich in den Präparaten sehr selten Veränderungsstufen traf; meistens war das Keimbläschen unversehrt oder spurlos verschwunden.

Auch Pfister berichtet weniges darüber; ferner will ich bemerken, dass ich die von ihm in Fig. 5 abgebildeten und als pathologisch verwertheten Nucleolen sehr oft in normalen grossen Eiern gesehen habe; diese Nucleolen sind schwach färbbar und enthalten nur einige Chromatinklumpen in ihrem Innern.

Eine von mir beobachtete Veränderung der Kernkörperchen in mittelgrossen Eiern ist folgende: Die Nucleolen, welche in diesen Eiern in normalen Verhältnissen total chromatisch sind, weil sie sich intensiv und gleichmässig färben, verlieren ihre Färbbarkeit in ihrem centralen Theile und sehen deswegen als ein chromatischer Ring aus; später ballen viele so umgewandelte Nucleolen zusammen und treten aus dem Keimbläschen aus.

Bei mittelgrossen Eiern habe ich sehr oft eine Verminderung der Färbbarkeit der Nucleolen, die in normalen Verhältnissen in diesem Stadium (III von Born) sehr stark ist, gesehen. Zwei Mal (in 350 μ Durchm. Eiern) habe ich ein enormes Aufblähen des Kernkörperchens, welches einen Durchmesser von 50 μ erreicht hatte, und ein Auftreten von Vacuolen in demselben beobachtet.

Eine Bildung an der Peripherie des Keimbläschens von pseudopodienartigen Fortsätzen, wie Pfister bei mittelgrossen Eiern beschreibt, schreibe ich der Fixirung zu, weil sie in ganz normalen Eiern vorkommt. In den kleinen Eiern geht das Keimbläschen weder so frühzeitig, noch so rasch wie in den an-

deren zu Grunde: in denselben ballen die kleinen Nucleolen zu einem Klumpen zusammen; das Chromatin verliert immer seine Färbbarkeit, die doch in normalen 50—100 μ Eiern eine ziemlich starke ist. Dann wird die Membran undeutlich und der Keimbläscheninhalt verwischt mit dem Cytoplasma.

Befunde in den Salamandraeiern.

Ich werde jetzt noch kurz die Ergebnisse, die ich bei Durchmusterung der Salamandra-Präparate erhielt, darlegen. Es schien mir überflüssig, Beobachtungen an normalen Salamandraovarien während des Winters auszuführen, weil die spontane Rückbildung schon an demselbem Materiale von Ruge studirt wurde: ich beschränke mich deswegen nur experimentell die Frage zu erörtern, um zu sehen, ob hier auch eine Uebereinstimmung zwischen der spontanen und durch Entzündung hervorgerufenen Rückbildung der grossen Eier bestehe.

Ich glaube die Frage bejahen zu können, weil das von mir beobachtete Bild sehr ähnlich dem von Ruge beschriebenen ist.

In 400—600 μ Durchm. zeigenden, in Hermann'scher Lösung fixirten Eiern habe ich folgendes Bild gesehen: die periphere Hülle ist ganz normal: auf ihrer inneren Fläche befindet sich eine Reihe von geschwollenen Kernen, die sehr hell sind, einen kleinen Nucleolus enthalten und eine sehr unregelmässige Form haben; sie sind von einem mit feinen schwarzen Körnern erfüllten Protoplasmasaume umgeben und durch eine Spalte vom Dotter getrennt. In einer weiteren Stufe sind diese Elemente zu grossen Epithelzellen mit reichhaltigem Protoplasma und deutlichem Zellcontoure umgewandelt (Fig. 7); dieselben sind fein granulirt, aber enthalten auch, hauptsächlich in ihrem inneren schmäleren Saume, gröbere, mit basischen Farbstoffen tief färbbare Granula und dazu feine osmirte Körnchen. Die Zellen des animalen Poles sind mit einer so grossen Menge von osmirten Körnern — einige tiefschwarz, einige braun gefärbt — erfüllt, dass die Kerne selbst undeutlich erscheinen.

In den Zellen, die sich am vegetativen Pole befinden, trifft man vorwiegend grosse basophile Sphären (Fig. 7), die normalen Froschdotterplättchen ähneln, aber sehr wenige oder gar keine osmirten Granula; oft sind bei starker Vergrösserung im

Inneren dieser Sphären äusserst feine schware Pünktchen zu sehen (Fig. 7 b).

Die Grenze zwischen dem Dotter und dem Contoure der blasser gefärbten Zellen ist stets sehr scharf (Fig. 7): in dieser Figur hat der Dotter nicht sein charakteristisches Aussehen, und das schreibe ich der Fixirung (Hermann) zu.

Manchmal sehen wir den Dotter von der Dotterhaut begrenzt; es handelt sich natürlich in diesem Falle um eine sehr frühe Stufe, weil die später sich ohne Zweifel zerstört. Mit dem Fortschreiten der Veränderungen wird die Form des Eies unregelmässig: die periphere Hülle spaltet sich in einigen Stellen in zwei Blätter: eine äussere Epithelschicht die stärker wird und eine mittlere Schicht, deren Zellen sich mit Pigmentgranula beladen (Fig. 7 d) und sich durch direkte Theilung und manchmal (seltener) durch Mitose vermehren.

Die Follikelzellen vermehren sich immer durch direkte Theilung, und werden zwei oder mehrschichtig; sie haben immer einen deutlichen Contour und ihr Protoplasma enthält eine grössere Menge basophiler und osmirter Granula. Der centrale Dotter ist in eine dichtere, tiefer färbbare Masse zusammengeballt, die tief gefärbte Klumpen enthält; je mehr die periphere Epithellage an Höhe zunimmt, desto mehr nimmt die Menge des centralen Dotters ab. Der Unterschied zwischen den beiden Polen wird immer prägnanter; abgesehen von dem Vorwiegen von osmirten Granula in den Zellen des animalen Poles, sehen wir, dass die Elemente des vegetativen Poles sich viel rascher vermehren und dadurch vier- oder fünfschichtig werden; sie bilden einen dicken Propf, der in der Höhlung, welche sich inzwischen durch Zerstörung des Dotters gebildet hat, hervorragt; dagegen die Zellen des animalen Poles bleiben einschichtig oder werden höchstens zweischichtig.

Dadurch gewinnt das Ei das Aussehen eines unregelmässigen Epithelringes. In späteren Stadien wird das Epithel immer höher, so dass die Höhle verschwindet und das ganze Ei als mit Kernen erfüllt erscheint. Die Zellgrenzen sind nicht mehr so scharf, aber sehen etwas verwischt aus. Zwischen den Kernen treten grosse Mengen grober braun, und tief schwarz gefärbter Granula auf; die ersten sind wahrscheinlich als Pigment, die zweiten als Fett zu deuten.

In einigen mittelgrossen Eiern traf ich eine Veränderung,

die manche Aehnlichkeit mit der in den mittleren Froscheiern beschriebenen aufweist; die Follikelkerne schwellen und erheben die zarte Dotterhaut in Falten; weitere genauere Beobachtungen konnte ich nicht darüber ausführen, wegen der geringen Zahl der Eier, die eine solche Veränderung zeigten.

In anderen Fällen sehen wir im Inneren von mittelgrossen Eiern Zellen mit wohlbegränztem Protoplasma und mit schwarzen Granula erfüllt. In den kleinen Eiern erfolgt die Ablösung der Follikelkerne von der Wand und ihre Einwanderung in's Protoplasma des Eies, wenigstens in den ersten Stadien, ohne bemerkenswerther Veränderung des Protoplasmas; ähnliches haben wir in den kleinen Froscheiern beobachtet.

Ich werde jetzt einige Erwägungen über meine Resultate zu machen versuchen und dieselben mit den Angaben der Literatur vergleichen.

Der Klarheit wegen werde ich vorher die Frage der spontanen physiologischen Rückbildung besprechen, nach den an Frosch- und Salamandra-Eiern erzielten Resultaten.

Ich habe also festgestellt, dass diese Art der Rückbildung nur in den grossen, der Reife nahen Froscheiern stattfindet und immer dasselbe charakteristische Bild darbietet: sie fängt mit einer Schwellung und Einwanderung von Elementen an, die ich Follikelzellen nannte. Um beurtheilen zu können, ob diese Zellen wirklich aus dem Follikelepithel herstammen, ist es nöthig, mit der normalen Struktur der Eihüllen sich bekannt zu machen.

Nach den Beschreibungen O. Schultze's, Ruge's ergiebt sich, dass die Amphibieneier in ziemlich frühen Perioden ihrer Entwicklung zwei zellige Hüllen von verschiedenem Ursprunge besitzen; die eine ist an der Peripherie noch ganz junger Eizellen zu sehen und weist mit denselben innige Zugehörigkeit auf; ihre Elemente stammen nach Nussbaum (1) von Keimbläschen her: die zweite ist das den ovarialen Lymphraum auskleidende Epithel (Innenepithel Schultze's), welches sich dem Ei nur mit der Anschwellung desselben in die Ovarialhöhle anschmiegt.

---

1) Nussbaum, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII.

Die Elemente der ersten, älteren Hülle vermehren sich mit dem Wachsthume des Eies, platten sich stark ab und bilden einen konstinuirlichen Zellverband um das Ei — das Follikelepithel Schultze's, das Eiepithel Ruge's —. Aus denselben gehen ferner Elemente hervor, welche eine mittlere Lage schaffen; in dieser entstehen später Fibrillen, welche diese Lage als die mächtigste erscheinen lassen, und wuchern Blutgefässe ein. Zwischen Follikelepithel und Dotter befindet sich das strukturlose Oolemma (Dotterhaut). Das platte einschichtige Innenepithel überzieht das reifende Ei an seiner ganzen Oberfläche; bloss an einer kleinen Strecke, von der aus es die Blutgefässe erhält, bewährt es den Zusammenhang mit der Ovarialwand. Je grösser die reifende Eizelle wird, um so mehr werden die drei Hüllen abgeplattet.

Die Elemente, die in den allerfrühesten Stufen einer Schwellung entgegengehen und später in's Innere des Eies einwandern, sind ohne Zweifel dem Follikelepithel Schultze's anzureihen; und darin stimme ich mit Ruge vollkommen überein, nur will ich bemerken, dass das in der Arbeit Ruge's in Fig. 92 abgebildete Ei von Salamandra den früheren Stadien der Veränderung nach meiner Ansicht nicht anzureihen ist, wie jener Verfasser behauptet, weil in diesem Stadium weder das Innenepithel, noch die mittlere Schicht so geschwollen, wie sich aus dieser Figur ergiebt, aussehen.

Ruge, Pfister und ich stimmen ferner überein, eine Zerstörung der Dotterhaut, die eine Einwanderung der Zellen in den Dotter vermittele, anzunehmen. Nachdem die Follikelzellen geschwollen sind, verhalten sie sich in den Frosch- und Urodeleneiern sehr verschieden. In den letzterwähnten findet eine Einwanderung der Zellen nicht statt; dieselben schwellen nur enorm und bilden eine continuirliche Schicht, die den Dotter umgiebt; in ihrem Cytoplasma finden die Resorptionsvorgänge des Dotters statt. Aus Ruge's Beschreibung ist ferner zu folgern, dass in den Siredeneiern das Follikelepithel durch rege Wucherung sehr früh mehrschichtig wird, indem es in den Salamandraeiern länger einschichtig bleibt; später lösen sich viele Zellen ab und wandern in den Dotter hinein. Aber über viele Einzelheiten der Siredeneier, da sie nicht engen Zusammenhang mit meinen Beobachtungen haben, verweise ich auf die Arbeit Ruge's: nur werde

ich kurz erwähnen, dass nach Ruge's Beschreibung die sich am animalen Pole befindenden Epithelzellen sich des Pigments bemächtigen; dasselbe ordnet sich in dem Protoplasma der Zellen zu netzförmigen Strängen um; und diese Anordnung ist eine Folge der netzförmigen, durch Ansammlung von hellen Bläschen hervorgebrachten Gestaltung des Protoplasmas.

Später spalten sich diese Zellen vom Epithel ab und gehen zu Grunde; dadurch wird das Pigment frei und wahrscheinlich vom Ei eliminirt — durch welchen Mechanismus das geschehe ist dem Verfasser unerklärlich geblieben. Der Dotter wird ebenfalls von den Epithelzellen aufgenommen; die Dotterplättchen verbleiben lange in denselben unverändert, später sie werden unregelmässig, zackig, confluiren und büssen ihre Färbbarkeit ein; die Dotterauflösung scheint mit einer Verflüssigung zu endigen.

Besonders wichtig scheint mir die Annahme, die Ruge auseinandersetzt, dass die Dotterresorption stets an Zellen (Blutzellen oder Epithelzellen) geknüpft ist.

Wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, stimmen meine Salamandrabefunde in den Hauptzügen mit den eben erwähnten von Sireden überein. Wie wir gesehen haben bleiben im inneren Saume von den enorm geschwollenen Epithelzellen (Fig. 7) Dotterelemente unverändert bestehen, bis osmirte Körnchen in ihnen auftreten; aber in dem Dotter selbst finden in den Salamandraeiern Veränderungen nicht statt.

In den Froscheiern ist die Dotterresorption durch die Follikelzellen nicht so genau zu verfolgen; und die Ursache davon beruhet in der Thatsache, dass die Froschfollikelzellen nicht ein so wohlbegrenztes Cytoplasma besitzen; ihr Protoplasma wird vom blassen Wabenwerke, welches das ganze Ei durchsetzt, vertreten.

Ich glaube, dass die Benennung Wabenwerk für diese Bildung vollkommen berechtigt ist; denn durch die Verfolgung der kreisrunden Höhlungen in Serienschnitten kann man die Ueberzeugung gewinnen, dass wir keineswegs Maschen, aber sphärische, in einer festen Masse ausgehöhlte, wohlbegrenzte Waben vor uns haben; dass es sich um Maschen handle, glaube ich ferner ausschliessen zu können auch durch die Thatsache, dass die Höhlungen immer kreisrund sind. Ich denke, dass in den

Froscheiern die Bildung des Wabenwerkes in folgenden Ursachen zu suchen ist:

Die Follikelzellen der Froscheier, welche ein so spärliches Protoplasma in Vergleich mit denen der Urodeleneier besitzen, werden gezwungen, um die Zersetzung des Dotters ausführen zu können, ihrem Protoplasma eine viel grössere Ausdehnung zu ertheilen; und das geschieht durch die Einwanderung derselben in's Innere des Eies, welche die Bildung des Wabenwerkes, durch den schon von uns beschriebenen Mechanismus, begünstigt.

Das Wabenwerk der Froscheier ist nach meiner Ansicht ein Homologon des Cytoplasmas der Follikelzellen der Urodeleneier und in demselben spielen sich die von mir beschriebenen Zersetzungsvorgänge des Dotters ab.

In Folge dessen glaube ich, dass auch für die Froscheier man denselben Satz aufrecht halten kann, wie für die Uredeleneier: dass die Resorption des Dotters stets an Zellen geknüpft ist; denn die Vorgänge, die wir in denselben im Cytoplasma der Follikelzellen sich abspielen sahen, finden in den Froscheiern im Wabenwerke, welches das Cytoplasma der Follikelzellen darstellt, statt.

Die von Ruge beschriebene netzförmige Umgestaltung der Follikelzellen von den Siredeneiern, bietet manche morphologische Aehnlichkeit, wie auch aus seinen Figuren zu erörtern ist, mit der im Frosche stattfindenden Wabenbildung; aber trotz der morphologischen Aehnlichkeit ist das Wesen der beiden Vorgänge, meiner Meinung nach, gründlich verschieden. In den Sireden-Eiern findet die Umgestaltung des Follikelzellencytoplasmas in der Ansammlung von Flüssigkeit, die zur Zerstörung der Zelle führt, seine Ursache; dagegen entsteht das in den Froscheiern gebildete Wabenwerk durch einen ganz verschiedenen Mechanismus und ist keineswegs als eine Todeserscheinung der Zellen zu deuten.

In einem Punkte weichen meine Resultate von denen Ruge's und Pfister's ab. Ich konnte weder in Frosch- noch in Salamandraeiern — wenigstens in den grossen — die von ihnen beschriebene Einwanderung von Leukocyten feststellen; zwischen den sich im Innern des Eies befindenden Zellen waren keine weder durch ihre Herkunft, noch durch ihr Aussehen von den Follikelzellen zu unterscheiden. Ich gebe zu, dass in den sich in

vorgerückter Rückbildung befindenden Salamandraeiern Zellen, die in direkter Theilung begriffen sind, vieler Charakteren wegen als polynucleäre Leukocyten gedeutet werden können; aber der helle Inhalt ihres Kernes, ihr reichhaltiges Cytoplasma und ihre offenbare Herkunft aus den Zellen der Wand bestimmen uns, sie als sich theilende Follikelzellen zu deuten.

Einiges über die Veränderungen des Innenepithels und der mittleren Hülle. In allen sich rückbildenden Eiern konnte ich beobachten, dass das Innenepithel sich an einigen Stellen von der mittleren Hülle, der es sich in den normalen Eiern dicht anschmiegt, abspaltet und seine Carakteré einbüsst; es verwandelt sich in eine ziemlich dicke, faserige Membran, die mit 2—3 Reihen Kernen versehen ist. Auch die mittlere Hülle wird stärker; ihre Kerne schwellen und vermehren sich.

Mit der Feststellung der Thatsache, dass die Resorption des Dotters stets an Zellen geknüpft ist, ist gar nicht diese Frage erledigt; man müsste bestimmen, was für Umwandlungsstufen der Dotter durchmacht und was für Zersetzungsprodukte desselben übrig blieben.

Aber in dieser Frage muss ich mich begnügen, nur einige Beobachtungen auseinanderzusetzen, ohne mich in eine Verwerthung derselben einzulassen; eine solche bei der Unbestimmtheit der mikrochemischen Mittel, die wir zur Verfügung haben, halte ich für unmöglich.

In den sich rückbildenden Eiern erhält sich die Basophilie des Dotters lange Zeit hindurch, nicht nur wenn derselbe aus Plättchen bestehet, aber auch nach seiner Zersetzung in Bröckeln.

Später verwandeln sich die Bröckeln in Substanzen, die sich mit Osmiumsäure tief schwärzen, und in anderen, die sich mit demselben Reagens braun färben.

Nach den allgemeinen in der Mikrochemie geltenden Anschauungen müssten wir den Schluss ziehen, dass wir im ersten Falle eine fettartige Substanz, im zweiten Pigment vor uns haben; ob es sich wirklich um Fett handelt, glaube ich mich nicht berechtigt zu sagen, weil in den letzten Zeiten das allgemeine Gesetz, nach dem die Osmiumsäure als specifisches Reagens des Fettes zu betrachten ist, erschüttert scheint. Als unzweifelhaft dagegen halte ich die Anwesenheit von Pigment in meinen Präparaten, weil dasselbe auch ohne Osmiumsäurebehandlung leicht

in den rückgebildenten Eiern zu sehen ist. Und da dieses Pigment reichhaltig bei dem Beginne der Zerstörung in den allerfrühesten Stadien der Kerneinwanderung und gerade nicht nur am animalen, sondern auch am Rande des vegetativen Poles, wo es normal vollkommen fehlt, vorkommt, liegt uns der Gedanke nahe, dass das Auftreten des Pigmentes in einem jeglichen Zusammenhange mit dem Resorptionsvorgange des Eies sei. Aber aus welchem Bestandtheile des Eies das Pigment herrühre, ist eine chemische Frage, welche durch die mir vorliegenden Untersuchungsmittel nicht durchgeprüft werden konnte.

Es genügt mir hervorzuheben, dass in den sich in Resorption befindenden Eiern die Pigmentmenge viel erheblicher als in den normalen ist.

Bevor ich mit diesem Typus der Rückbildung schliesse, muss ich noch eine Thatsache, welche von den vorigen Verfassern nur unvollkommen und flüchtig berücksichtigt wurde, besprechen: das ist der Unterschiod in dem Verlaufe und in den Charakteren der Veränderungen zwischen dem vegetativen und dem animalen Pole des Eies. Ruge beobachtete, dass nur die Zellen des animalen Poles Pigment aufgespeichert hatten.

Aber die von mir beobachteten Unterschiede sind viel auffallender als eine einfache Verschiedenheit in dem Pigmentgehalte. Sie können in folgende Sätze zusammengefasst werden:

1. Die allerersten Stufen der Veränderung fangen am vegetativen Pole an, indem der animale vollkommen unverändert bleibt.

2. Das aus den Follikelzellen entstandene Wabengewebe — in den Froscheiern — ist am vegetativen Pole viel lockerer als am animalen und nimmt eine grössere Ausdehnung ein; ferner ist dasselbe viel pigmentärmer.

3. Wenn die Veränderung weiter fortschreitet, wird dieser Unterschied viel prägnanter; indem die animale Hälfte erheblich schrumpft, bewährt die vegetative fast ihre ursprüngliche Ausdehnung und auch ihre Struktur verändert sich wenig.

4. Der Gehalt an Pigment des animalen Poles ist schon in früheren Veränderungsstufen erheblich und nimmt rasch zu; der des vegetativen Poles behält sich immer spärlich während des ganzen Resorptionsvorganges des Dotters.

Wie kann man einen so grossen Unterschied in der Umge-

staltung der einzelnen Pole des Eies erklären? Ich glaube, dass derselbe nicht nur in dem verschiedenen Pigment- und Dotterreichthume, sondern auch in einer Differenz des Bildungsvermögens der Follikelzellen zu suchen ist.

Indem die bisher besprochene Degenerationsform bloss die grossen, fast reifen Eier, die, meinen Ansichten nach, der Rückbildung geweiht und deswegen weniger widerstandsfähig sind, angreift, trifft der zweite Typus der Rückbildung, von der ich keine Andeutung in der Literatur finde, vollkommen unversehrte Eier, und nicht nur die grossen, fast reifen, sondern auch die mittelgrossen. Ich werde hier nicht die Beschreibung des Vorganges wiederholen: seine charakteristischen Merkmale sind die Verstärkung der Dotterhaut und die Verlängerung der direkt unter der Dotterhaut liegenden Kerne; und dass diese Elemente den Follikelzellen anzureihen sind, glaube ich nicht noch beweisen zu müssen. Lieber möchte ich das Wesen des Vorganges und die Ursache welche diese seltsamen Veränderung hervorbringen, zu deuten versuchen.

Es scheint mir, dass die Verstärkung der Dotterhaut, welche allen anderen Veränderungen vorangeht, als eine Reaktion des Eies gegen den auf ihn wirkenden Reiz, um den Inhalt des Eies gegen äussere Schädlichkeiten zu schützen, aufzufassen ist; diese Vermuthung wird von der Thatsache bestätigt, dass die Bestandtheile des Eies (Dotter und Keimbläschen), die in der Dotterhaut eingeschlossen sind, lange sich unversehrt erhalten, auch wenn die an der Peripherie sich abspielenden Vorgänge ziemlich weit fortgeschritten sind.

Um die Umwandlung der Follikelkerne zu erklären, müssen wir uns auch mit einer Hypothese zufrieden geben.

Dass es sich um ein Kunstprodukt handle glaube ich ausschliessen zu können; erstens weil ich derartige Bilder in den am besten fixirten Präparaten gesehen habe; zweitens weil es undenkbar ist, dass eine Fixirungsflüssigkeit die Kerne desselben Eies in verschiedenem Grade künstlich verändert habe, so dass alle Uebergangsstufen von der einfachen Schwellung des Kernes bis zur Umwandlung in einen langen Faden entstehen.

Es liegt uns in der Zellenlehre kein anderes Beispiel einer derartigen Umwandlung vor; in der Differenzirung der Sperma-

tiden in Spermatozoen sehen wir auch eine Umgestaltung eines Kernes in einem langen Faden, aber das Chromatin sammelt sich in einer beschränkten Zone, indem im vorliegenden Falle der ganze Faden aus Chromatin besteht.

Die in Frage kommenden Fäden sehen ganz nackt aus; was aus dem spärlichen Cytoplasma der ursprünglichen Follikelzellen wird, ist mir unbekannt. Ihre Einrichtung ist eine bestimmte; sie ziehen sich immer von der äusseren Membran gegen die Mitte des Eies und scheint mir wahrscheinlich, dass die Kerne selbst, da sie in ihrem Wachsthum einen Widerstand, nämlich die Dotterhaut treffen, dieselbe einstülpend, überwinden.

Das Ganze und besonders die Einstülpung der Dotterhaut wären unerklärbar, wenn wir nicht seitens der Follikelkerne eine Neigung gegen das Innere des Eies zu wachsen annehmen würden.

Kurz ich vermuthe, dass der Inhalt des Eies eine gewisse Attraktion, eine Art Cytotaxis auf die Follikelkerne ausübe, obwohl die beiden Bestandtheile durch die Dotterhaut getrennt bleiben.

Uebrigens haben wir auch in dem ersten Typus der Rückbildung beobachtet, dass die Zellen immer gegen das Innere des Eies zu rücken neigen; die gründliche Verschiedenheit des Bildes in den beiden Fällen findet seine Ursache in dem Verhalten der Dotterhaut; in dem ersten Typus wird durch das Verschwinden derselben kein Hinderniss dem Eindringen der Kerne dargeboten; so ist auch keine Umgestaltung derselben wie im zweiten Typus nöthig.

R u g e spricht eine sehr ähnliche Anschauung aus; um die von ihm beobachtete Thatsache zu erklären, dass die eingewanderten Elemente in den Eiern, in welchen die Dotterplättchen nur in einer Hälfte des Eies zusammengeballt sind, bloss zwischen den Dotterplättchen sich befinden, nimmt er an, dass vom Dotter ein Reiz ausgehe, der bewirkt, dass die Follikelzellen es selbst aufsuchen.

Ich will ferner hervorheben, dass diese Art Chemotaxis, welche ich seitens des Inhaltes des Eies annehme, gar nicht auf andere Elemente — Zellen des Innenepithels, Leukocyten — ausgeübt wird, und hierin weichen meine Anschauungen von denen R u g e's ab, aber nur auf Zellen, die eine innige Zugehörigkeit

mit dem Eie schon in den allerersten Perioden seiner Entwicklung aufweisen.

Die Einwanderung von Blutgefässen, und in einigen Fällen von Blutzellen, findet nach meinen Beobachtungen, nur dann statt, wenn das Ei vollkommen umgewandelt ist, wenn man also von einer Chemotaxis seitens des Inhaltes des Eies nicht mehr sprechen kann. In den mittelgrossen Eiern spielt sich dieser Typus der Veränderung ebenso wie in den grossen ab; nur ist die Verstärkung der Dotterhaut nicht so erheblich wie in den grossen.

Zuletzt sei noch hervorgehoben, dass auch in dem zweiten Typus der Veränderung der grossen und mittelgrossen Eier ein Unterschied in dem Verhalten der Kerne zwischen dem animalen und dem vegetativen Pole besteht.

Am vegetativen treten die Veränderungen früher ein und sind tiefer.

Es scheint mir ziemlich interessant, dass auch in Eizellen, wie in den mittleren Eiern, in denen in normalen Zuständen kein morphologischer Unterschied zwischen den beiden Polen besteht, in denselben die Follikelzellen sich verschieden unter einem Reize verhalten.

In den kleinen Eiern ermöglicht das Fehlen einer Dotterhaut die Einwanderung der Follikelzellen in's Protoplasma schon in frühen Stadien; in diesen Elementen findet auch eine Einwanderung von Leukocyten nicht selten statt.

Ich habe schon die Beobachtung erwähnt, dass Cytoplasma und Keimbläschen der kleinen Eier trotz der Einwanderung von Zellen geringe oder auch gar keine Veränderungen aufweisen können, und dass der Zerfall, besonders des Keimbläschens, nicht so rasch wie in den anderen Eiern verläuft.

Daraus glaube ich mich berechtigt zu folgern, dass das Protoplasma der kleineren Eier widerstandsfähiger gegen äussere Schädlichkeiten als das der grossen ist.

Zusammenfassung der Resultate.

1. In den Amphibieneiern kann man, durch einen Entzündungsvorgang verschiedene Typen von Veränderungen her-

vorrufen; es besteht stets ein Zusammenhang zwischen dem Typus der Veränderung und der Reifezeit des Eies. Die Typen die ich wahrnehmen konnte, sind folgende:

I. Typus — kommt ausschliesslich in den grossen, der Reifezeit nahen und nicht zur rechten Zeit ausgeschiedenen Eiern vor, welche im Ovarium während des Winters verbleiben und in einer früheren oder späteren Zeit einer spontanen Rückbildung eingeweiht sind; deswegen sind sie wahrscheinlich minder widerstandsfähig gegen das Aetzagens, welches das identische anatomische Bild der spontanen Rückbildung in denselben hervorruft. Das anatomische Bild bietet einige Verschiedenheiten in den einzelnen bisher untersuchten Amphibienarten, aber ist in seinem Wesen in allen ziemlich gleichförmig; es findet immer eine Schwellung und Wucherung der Elemente des Follikelepithels und eine Zersetzung des Dotters durch dieselben, statt.

II. Typus — kommt unabhängig von der Jahreszeit in vollkommen unversehrten, gar nicht der Rückbildung geweihten grossen und mittelgrossen Eiern vor; sein Hauptmerkmal ist die besonders in den grossen Eiern hohe Grade erreichende Verstärkung der Dotterhaut, durch welche das Eindringen fremder Elemente in's Innere des Eies verhindert wird und der Inhalt des Eies — Dotter und Keimbläschen — gegen äussere Schädlichkeiten lange Zeit hindurch geschützt werden: der Dotter wird später allmählich resorbirt durch einen mir unbekannt gebliebenen Mechanismus.

III. Typus — kommt unabhängig von der Jahreszeit in den kleineren Eiern (Stadium I und II von Born) vor und ist der einfachste: die Follikelzellen wandern in's Innere des Protoplasmas, welches nur nach einer langen Frist der Entartung entgegenfällt.

2. In dem ersten und zweiten Typus haben die Veränderungen in jedem der beiden Pole einen gründlich verschiedenen Verlauf, so dass die Annahme einer Verschiedenheit in der Beschaffenheit der Follikelzellen der beiden Pole berechtigt scheint.

3. Der Inhalt des Eies scheint eine Attraktion auf die Follikelzellen auszuüben, so dass dieselben in die Eizelle einwandern — wie in dem I. Typus der Veränderung — oder

sich enorm gegen das Innere verlängern die Dotterhaut einstülpend wie in dem II. Typus.

Diese Attraktion wird gar nicht, weder auf die Elemente der übrigen Hüllen des Eies, noch auf die Blutzellen, aber ausschliesslich auf die Follikelzellen ausgeübt.

4. Eine Einwanderung von Blutgefässen oder von Blutzellen in's Innere des Eies findet nur nach vollständiger Zersetzung des Dotters statt.

5. Die Widerstandsfähigkeit gegen äussere Schädlichkeiten der Bestandtheile des Eies, und besonders des Keimbläschens, scheint in direktem Zusammenhange mit der Entwickelungsstufe des Eies zu sein; so dass die grössten Eier am mindesten, die kleinsten am höchsten widerstandsfähig sind.

Ich will nicht schliessen ohne die angenehme Pflicht, Herrn Geheimrath Prof. Hertwig für die Anregung und die Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen, zu erfüllen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII.

Sämmtliche Zeichnungen sind von Herrn Arthur Levin in Berlin angefertigt. Kerne und kernhaltige Bilder sind in allen Abbildungen roth gezeichnet, alles übrige schwarz.

Fig. 1 wurde mit Hülfe des Abbé'schen Zeichenapparats und Reichert Oc. Obj. 3 ausgeführt.

Fig. 2, 5, 6, 7 mit Leitz Oc. 0 Reichert Hom. Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 3 mit Edinger's Zeichenapparat. Leitz Obj. 5.

Fig. 4 mit Leitz Oc. 0 Reichert Ob. 7a.

Fig. 1. Grosse Eizelle aus einem entzündeten Froschovarium am 6. Tage nach der Verletzung:
- a Wabenwerk des vegetativen Poles.
- b Pigmentirtes Wabenwerk des animalen Poles.
- c Centrale in Rückbildung begriffene Dottermasse.
- d Innenepithel, welches verstärkt ist und an dieser Stelle von der mittleren Hülle sich abgespaltet hat.
- e Mittlere Hülle.
- f Periphere Capillaren.
- g Eingewanderte Follikelkerne. — Heisse Chromsäurefixation — Gentiana-Orange G-Doppelfärbung.

Fig. 2. Wabenwerk am vegetativen Pole aus einer grossen Eizelle von einem entzündeten Ovarium am 5. Tage nach der Verletzung herstammend:
- a Eingewanderte Follikelkerne.
- b Wandungen der Waben.
- c Wandungen der Waben, die mit feinem Pigment bedeckt sind.
- d Veränderte Dotterplättchen. — Fixirung und Färbung wie in Fig. 1.

Fig. 3. Grosse Eizelle aus einem entzündeten Ovarium am 11. Tage nach der Verletzung:
- a Wabenwerk am vegetativen Pole.
- b Pigmentirter animaler Pol.
- c Eingewanderte Follikelzellen.
- d Blutherd, welcher in den Maschen des Wabenwerkes enthalten ist.
- e Periphere Capillaren. — Heisse Chromsäure-Fixation — Färbung in Böhmer's'schem Hämatoxylin.

Fig. 4. Rand des vegetativen Poles aus einem nach dem zweiten Typus der Veränderung alterirten grossen Eies von einem entzündeten Ovarium am 11. Tage nach der Verletzung:
- a In Umwandlung begriffene Follikelkerne.
- b Follikelkerne, die schon sehr verlängert und verschmälert sind.
- c Verstärkte und gefaltete Dotterhaut.
- d Dotter. — Fixirung und Färbung wie in Fig. 1 und 2.

Fig. 5. Rand des vegetativen Poles aus einem nach dem zweiten Typus der Veränderung alterirten mittelgrossen Eies — und ein Kennzeichen, dass es sich um einen solchen handelt, ist die geringe Verstärkung der Dotterhaut — von einem entzündeten Ovarium am 12. Tage nach der Verletzung:
- a Follikelkerne in verschiedenen Stufen der Umwandlung.
- b Aeusserst verlängerte Follikelkerne.
- c Geschwollene Kerne der mittleren Hülle.
- d Verstärktes Innenepithel, welches von der mittleren Hülle sich abgespaltet hat.
- e Veränderte mittlere Hülle.
- f Dotter.
- g Gefaltete, ziemlich schmal gebliebene Dotterhaut. — Fixirung und Färbung wie in Fig. 3.

Fig. 6. Aeusserst in die Länge gezogene und verschmälerte Follikelkernmasse, die als Ueberbleibsel eines der mehreren veränderten Eier zu verwerthen ist. — Diese Figur bildet nur einen ganz kleinen Theil der sämmtlichen Kernmasse ab:
- a Veränderte Eihülle (?)
- b Kerne derselben Hülle.

c Fadenförmiger Follikelkernbüschel. — Fixirung und Färbung wie in Fig. 3 u. 5.

Fig. 7. Rand des vegetativen Poles aus einer grossen Eizelle aus einem entzündeten Salamandra maculosa-Ovarium zwei Tage nach der Verletzung

a Geschwollene Follikelzellen.

b In Veränderung begriffene Dotterelemente.

c Dotter, welcher der ungeeigneten Fixirung wegen keineswegs sein charakteristisches Aussehen aufweist.

d In direkter Theilung begriffene Zelle der mittleren Hülle, die mit Pigmentgranula belagert ist. — Fixirung in Hermann'scher Flüssigkeit. — Dreifache Färbung in Fuchsin S, Pikrinsäure und Methylgrün.

Beitrag zur Kenntniss des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten.

Von

Dr. **Günther Enderlein,**

Assistent an der Königl. landwirthschaftl. Hochschule zu Berlin.

Hierzu Tafel VIII.

Von den Resultaten, die sich im Verlauf einer histologischen Untersuchung der Muskulatur von Oestridenlarven ergaben, halte ich folgende eigenthümlichen Erscheinungen nicht für unwichtig und fasse sie daher vorläufig hier kurz zusammen.

Behandelt wurden die Objecte nach verschiedenen Methoden, doch gaben die mit einer Mischung von einem Theil concentrirter Sublimatlösung und zwei Theilen 96-procentigem Alkohol heiss conservirten und mit Hämatoxylin gefärbten Muskeln die besten Bilder.

Die oft sehr dicken und (wie z. B. bei den Schlundmuskeln) langgestreckten Muskelfasern lassen sich im wesentlichen in zwei Formen eintheilen.

Zunächst sind es Muskeln, die mit denjenigen der übrigen

Insekten der Hauptsache nach übereinstimmen. Die Muskelfibrillen vereinigen sich zu einem starken Bündel, das von dem Sarcolemma umgeben wird.

Die Insertion findet durch die bekannten Sehnen statt, die aus der Faserschicht der Cuticula und Hypodermiszellen gebildet werden, wie sie z. B. Janet bei den Ameisen, Wespen und Bienen beschreibt.

Bekanntlich können sich die Kerne in zweifacher Lage bei den Muskelfasern finden. Einerseits liegen sie im Innern der Fibrillenbündel. Dies ist bei zahlreichen Insekten der Fall, z. B. bei Hymenopteren, Coleopteren. Nach Janet besitzt Myrmica rubra Muskelfasern, in deren Inneren sich in einem mit Sarcoplasma angefüllten Canale durch die ganze Länge der Faser hindurch die Kerne fadenähnlich aneinanderreihen, ebenso Vespa crabro, wo sich auch mehrere solcher Canäle innerhalb einer Faser finden.

Andererseits ist die Lage der Kerne ausserhalb der Fibrillenbündel an der Wandung des Sarcollemmas, wie es ja auch von den Muskeln der höheren Thiere zur Genüge bekannt ist. Diese letzte Form ist es nun auch, die sich bei den Oestriden vorfindet. Selten ist es jedoch hier, dass sich wenig oder kein Sarcoplasma findet. Es sind nur wenige Muskeln, die das bekannte Aussehen zeigen; die Kerne liegen dann dicht dem Sarcolemma an.

Die Hauptmenge der Muskeln bei den Oestriden zeigt jedoch eine wesentliche Modification. Bei Gastrus und Gyrostigma sind die Muskelfasern gebildet von einem oder einigen Fibrillenbündeln, die in der Mitte des Sarcoplasmas eingelagert sind. Umgeben sind sie allseitig von einer oft sehr starken Schicht von Sarcoplasma, das sie somit vom Sarcolemma isolirt. Auch zwischen den einzelnen Fibrillenbündeln sind geringe Mengen von Sarcoplasma vorhanden. Die Bowman'schen Sarcous elements sind sehr gross und lang gestreckt, ihre anisotrope Substanz (Fig. 1 *an*) ist meist deutlich von derjenigen der benachbarten trennbar. In der Mitte der Länge der anisotropen Substanz ist bei dünneren Schnitten eine feine dunkle Querlinie zu erkennen, die Hensensche Mittelscheibe (Fig. 1 *h*). Umgeben wird die anisotrope Substanz von einer verhältnissmässig ziemlich starken Schicht der schwächer färbbaren isotropen Substanz (Fig. 1 *i*). In derselben zieht in der Mitte zwischen zwei Sarcous elements eine

starke dunkle Querlinie hin, dies ist die quergeschnittene Krause-sche Querscheibe (Fig. 1 *k*). Alle diese Verhältnisse sind in der Hauptsache an Längsschnitten durch den Muskel zu erkennen.

Es finden sich nun in allen Fällen diese Krause'schen Querscheiben in fester Verbindung mit dem Sarcolemma, so dass ein vollständiger Zusammenhang dieser Scheiben mit dem Sarcolemma zu constatiren ist. Sie gehen völlig in einander über, so dass ihre Substanz die gleiche zu sein scheint.

Das Auffallende ist nun, dass dieser Zusammenhang sich auch bei den Muskeln findet, bei welchen starke Schichten von Sarcoplasma zwischen Sarcolemma und Fibrillenbündel eingelagert sind. Wie Figur 2 und folgende zeigen, ziehen sich in ziemlich paralleler Richtung die Krause'schen Querscheiben quer durch die ganze Muskelfaser hindurch. Nur an den Stellen, wo diese Sarcoplasmaschicht zu stärkerer Mächtigkeit anwächst, scheinen sie sich zu vereinigen. In stärkstem Maasse ist dies bei Figur 3 der Fall. Hier sieht man viele dieser Scheiben in mannigfaltiger und unregelmässiger Form vereinigt. Da sich aber immer auch bei den weitesten Spannungen etliche finden, die sich ohne Vereinigung mit anderen gerade nach dem Sarcolemma ausspannen, wie man in Fig. 2 k_3 sieht, so macht sich die Vermuthung geltend, dass es sich bei diesen Vereinigungen wenigstens grösstentheils um Producte der Conservirung handelt. So sieht man hier auch Fetzen solcher Querscheiben an dem Sarcolemma noch anhängen (Fig. 3), und es werden sich wohl durch Reissungen, ebenso auch durch starke Zusammenfaltungen solche Querscheiben beim Conserviren aneinandergeschmiegt haben und so solche Bilder ergeben. Man sieht auch, dass die Vereinigungen stärker sind, doch ist es bei der Zartheit der Gebilde unmöglich zu constatiren, ob es sich dann um eine oder wirklich um mehrere aneinandergelegte Scheiben handelt.

Sind innerhalb des Sarcolemmas mehrere Züge von Fibrillenbündeln vorhanden, so gehen die Querscheiben durch die dazwischenliegende Plasmamasse einfach hindurch, sich in die Fibrillen des Nachbarbündels fortsetzend. Zuweilen findet sich jedoch eine wabenartige Verbindung der Krause'schen Querscheiben, wie sie Figur 4 (*w*) darstellt.

Auch diejenigen Muskelfasern, bei denen die Fibrillen dicht

dem Sarcolemma anliegen (Fig. 6), lassen deutlich den Zusammenhang und Uebergang der Querscheiben am Sarcolemma erkennen. Noch schärfer tritt dieser feste Zusammenhang vor Augen an Stellen, wo sich die Fibrillen mechanisch vom Sarcolemma abgelöst haben. In den meisten Fällen hat dann der Zusammenhang der Querwände mit dem Sarcolemma dem mechanischen Zuge widerstanden und sich erhalten.

Das Sarcolemma bildet an den Querscheiben meist kleine Einschnürungen, es wölbt sich also zwischen denselben nach aussen. An einigen Stellen scheinen die Querscheiben kürzer gespannt zu sein, und es bilden sich dann tiefe Einschnürungen des Sarcolemmas (Fig. 3).

Die Kerne, die einige Kernkörperchen enthalten, liegen meist in der Nähe der Fibrillen im Sarcoplasma (Fig. 3 *n.*), zuweilen auch mehr nach dem Sarcolemma zu, selten demselben angeschmiegt. Bei Hypoderma Diana (Fig. 5 *n*) sind dieselben sehr gross und lagern meist in der Mitte des Plasmas.

Bei dieser Species zeigt die Muskelfaser selbst eine modificirte Anordnung der Theile. Der ovale bis fast kreisrunde Querschnitt einer Muskelfaser ist in der Richtung der grössten Achse getheilt, so dass auf einer Seite das Sarcoplasma mit dem Kern oder mit den Kernen, auf der anderen Seite die Längsfibrillen sich befinden. Die Fibrillen ordnen sich hier zu vielen kleinen Bündeln, die durch eine schwache Schicht von Plasma von einander getrennt sind. Die Cohnheim'schen Felder ordnen sich somit zu, durch dünne Plasmastreifen von einander isolirten Complexen. Auch hier sind nach der Hälfte zu, in welcher sich das Plasma angesammelt hat, dieselben das Plasma durchsetzenden Krause'schen Querscheiben vorhanden, wenn auch nicht in einer gleich schönen Entwicklung wie bei Gastrus und Gyrostigma.

Diese Querscheiben scheinen genetisch eine Rolle zu spielen. Wenigstens sind sie stets vorhanden, auch da, wo sich nur ein sehr dünner Fibrillenstrang im Innern des Sarcolemmasackes befindet. Die Sarcous elements würden sich dann durch functionelle Metamorphose des Sarcoplasmas zwischen die Lamellen der Krause'schen Querscheiben anordnen.

Herr Dr. Möbusz in Leipzig stellte mir freundlichst einige Serienschnitte durch die Larven von Dermesthes lardarius und Anthrenus museorum zur Verfügung, die zu einer vergleichen-

den Untersuchung der Muskeln dieser Thiere benutzt wurden. Beide haben viel Aehnlichkeit mit einander.

Die einzelnen Elemente der anisotropen Substanz sind in seitlicher Richtung dicht gedrängt, sodass man die einzelnen kaum zu isoliren vermag. Nicht erkennbar sind die Hensen'schen Mittelscheiben, wenigstens reichte homogene Oelimmersion $^1/_{12}$ von Seibert nicht dazu aus. Von den Engelmann'schen Nebenscheiben war hier ebensowenig wie bei den Oestriden eine Spur zu entdecken.

Dagegen sind die Krause'schen Querscheiben deutlich nachzuweisen und sind auch hier in fester Verbindung mit dem Sarcolemma. Doch fanden sich keine Plasmareste, um die Querscheiben in ihnen constatiren zu können. Die Kerne finden sich sowohl im Innern der Muskelfaser, als auch an das Sarcolemma angedrängt. Figur 7 zeigt die Anordnung dieser Verhältnisse bei einer sich gabelnden Muskelfaser aus der Larve von Anthrenus museorum.

Uebrigens ist sowohl bei diesen Formen, als auch bei den Oestriden eine Isolirung der Sarcous elements nicht nur in ihrer Längsrichtung, also in Fibrillen, sondern auch in der Richtung der Querscheiben möglich, und zwar vollzieht sich die Trennung an den Wänden der Querscheiben; doch trat eine Isolirung in dieser Richtung nur zufälliger Weise ein. Die Bedingungen, unter denen dies willkürlich zu bewerkstelligen ist, konnten nicht bestimmt werden.

Das Wesentliche der Beobachtung ist also, um es kurz zusammenzufassen,

die Existenz der Krause'schen Querscheiben als Querwände unabhängig von den Fibrillen.

Der ganze Inhalt des Sarcolemmasackes, seine Fibrillen und Sarcoplasmamassen, wird also in Fächer getheilt, und zwar durch Querwände, die mit dem Sarcolemma in näherer Beziehung stehen und mit diesem innig verbunden sind.

Literatur-Verzeichniss.

Krause, W., Ueber den Bau der quergestreiften Muskelfaser, in: Göttinger Nachrichten Nr. 17. 1868.

Van Gehuchten, A., Étude sur la structure intime de la cellule musculaire striée. La Cellule. T. 2, p. 289. 1886.

Grunmach, Emil, Ueber die Structur der quergestreiften Muskelfaser bei den Insekten. Dissert. 1872. Berlin (Gustav Lange).

Janet, Charles, Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles, 12me Note. Structure des Membranes articulaires, des Tendons et des Muscles. (Myrmica, Camponotus, Vespa, Apis). Limoges. 1895.

Brücke, Ernst, Untersuchung über den Bau der Muskelfasern mit Hilfe des polarisirten Lichtes, in: Denkschr. d. math. nat. Cl. der K. Ak. der Wiss. XV. Bd. 1858. Wien.

Luks, Constantin, Ueber die Brustmuskulatur der Insekten. Dissert. Königsberg. Jena 1883.

Kölliker A., Zur Kenntniss der quergestreiften Muskelfasern, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool. XLVIII, 4. 1888.

Wagener, G. R., Die Entstehung der Querstreifen auf den Muskeln, in: Pflüger's Archiv der gesammten Physiologie Bd. 30. 1883.

Alfred v. Biesidecki u. August Herzig, Die verschiedenen Formen der quergestreiften Muskelfasern, in: Sitzungsber. d. math. nat. Cl. d. K. Ak. d. Wiss. Wien 33. Bd., p. 146.

Eimer, G. H. Th., Die Entwicklung und Ausbildung des Muskelgewebes insbesondere der Querstreifung als Wirkung ihrer Thätigkeit betrachtet, in: Zeitschr. f. wissensch. Zool. LIII. Suppl. 1892.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII.

Fig. 1. Ein Stück aus der Mitte einer Muskelfaser von Gastrus equi. Längsschnitt.
an = anisotrope Substanz, i = isotrope Substanz, k = Krause-sche Querscheibe, h = Hensen'sche Mittelscheibe.

Fig. 2. Ein Stück einer Muskelfaser von Gastrus equi. Längsschnitt. sl = Sarcolemma, sp = Sarcoplasma, f = Fibrillenbündel, k_1 = Krause'sche Querscheibe, k_2 = das Sarcolemma durchdringende Krause'sche Querscheiben.

Fig. 3. Stück einer Muskelfaser mit sehr starker Sarcoplasmaschicht von Gastrus equi. Längsschnitt.
sl = Sarcolemma, sp = Sarcoplasma, n = Kerne, k_1 = Krause-sche Querscheibe, k_2 = dieselbe das Sarcoplasma durchdringend. Mehrere vereinigen sich. k_3 = Eine Krause'sche Querscheibe, die sich im Plasma nicht mit einer andern vereinigt.

Fig. 4. Stück aus einer Muskelfaser mit zwei Fibrillenbündeln von Gastrus equi. Längsschnitt.
sl = Sarcolemma, f = Fibrillenbündel, k = Krause'sche Querscheibe, w = wabenartige Verbindung der Scheiben zwischen den Fibrillenbündeln.

Fig. 5. Stück aus einer Muskelfaser von Hypoderma Diana. Längsschnitt.
sl = Sarcolemma, *sp* = Sarcoplasma, *n* = Kern, *k* = Krause-sche Querscheiben.

Fig. 6. Stück aus einer Muskelfaser von Gastrus equi. Die Fibrillen liegen dicht dem Sarcolemma an, sind aber durch das Conserviren etwas von ihm abgelöst. Längsschnitt.
sl = Sarcolemma, *k* = Krause'sche Querscheiben, *h* = Hensen-sche Mittelscheiben.

Fig. 7. Stück einer sich gabelnden Muskelfaser aus der Larve von Anthrenus museorum. Längsschnitt.
sl = Sarcolemma, k_1 = dem Sarcolemma anliegende Kerne, k_2 = in der Mitte der Faser liegende Kerne, *an* = anisotrope Substanz, *q* = Krause'sche Querscheiben.

Das elastische Gewebe der Milz.

Von

Dr. **Siegmund v. Schumacher,**
Assistent am physiologischen Institut in Wien.

Hierzu Tafel IX und X.

Von Ebner (4) beschreibt in der Milz von einem Hingerichteten die capillaren Venen umkreisende, feine elastische Fäserchen, welche Verstärkungen eines äusserst feinen, elastischen Häutchens bilden. Dasselbe Verhalten fand ich in einer Milz des Murmelthieres (Arctomys marmota) und in der Milz von Macacus rhesus. Diese Befunde bewogen mich, Milzen verschiedener Thiere in Bezug auf das Vorkommen dieser elastischen Gebilde zu untersuchen. Bei dieser Gelegenheit machte ich einige Beobachtungen über das elastische Gewebe der Milz im Allgemeinen, die hier ebenfalls Erwähnung finden sollen.

Die Milzen der von mir untersuchten Thiere wurden fast durchweg lebenswarm in verschiedenen Flüssigkeiten fixirt und gehärtet. Zur Anwendung kamen: Müller'sche Flüssigkeit, Pikrinsäure-Sublimatlösung, van Gehuchten'sche Flüssigkeit und Formol-Alkoholgemenge. Die fixirten Milzen wurden in Celloidin eingebettet und möglichst dünne Schnitte angefertigt. Zur Färbung des elastischen Gewebes bediente ich mich des Orceins, zum Theil nach der Unna-Tänzer'schen, zum Theil nach Unna's neuerer Methode (17). Daneben wurde mit der Weigert'schen Flüssigkeit für elastisches Gewebe (24) gefärbt, und stets wurden von den zu untersuchenden Milzen einzelne Schnitte mit Hämalaun oder mit Eisenalaun-Hämatoxylin und Eosin-Färbung untersucht. Ausserdem wurde in vielen Fällen Pikronigrosin mit gutem Erfolge angewendet.

Hauptsächlich beschränkte ich mich bei der Untersuchung des elastischen Gewebes auf die Milz der Säugethiere (Mensch, Macacus rhesus, Vespertilio murinus, Erinaceus europaeus, Canis familiaris, Arctomys marmota, Sciurus vulgaris, Cavia cobaya, Mus decumanus, Lepus cuniculus, Equus caballus, Bos taurus).

I. Das elastische Gewebe in den Venenwandungen.

Frey (5) hat zuerst in der Milzpulpa des Kaninchens, Meerschweinchens, Murmelthiers und des Menschen aus gleich breiten Gängen hergestellte Netze von Venenkanälen gefunden, welche an der Milz vom Neugeborenen leicht darzustellen sind. Ob sie in der Milz vom Erwachsenen vorkommen, war er nicht im Stande nachzuweisen.

Kölliker (11) spricht sich gegen die Existenz von Sinus venosi aus.

Billroth (3) unterscheidet zwei Typen von Milzen. 1. Solche mit vielem Netzgewebe, wo die Capillaren selten anastomosiren, also kein eigentliches Netz bilden (Pferd, Rind, Schwein), und 2. solche mit wenig Netzgewebe (Mensch, Kaninchen), wo die Venen, vielfach untereinander anastomosirend, plexusartig zusammenhängende Blutbahnen bilden, die „cavernösen Milzvenensinus.“ Die Venen dieser Sinus, die „capillären Venen“, haben nahezu alle den gleichen Durchmesser.

W. Müller (19) konnte weder beim Menschen, noch beim Kaninchen deutliche Anastomosen von mit allseitig geschlossener Wand versehener Venen sehen. Die meisten späteren Untersuchungen bestätigen das Vorkommen von anastomosirenden Venennetzen in der Milzpulpa gewisser Thiere.

Hoyer (9) theilt die Milzen ebenfalls in zwei Hauptgruppen ein. 1. Milzen ohne Plexus venöser Gefässe (Rind, Schaf, Schwein, Katze). 2. Milzen mit Plexus venöser Gefässe (Mensch, Nager). Die Milz des Hundes steht zwischen beiden Hauptgruppen, indem zwar ein Plexus venöser Gefässe vorhanden ist, aber sparsamer als bei den Nagern.

Nach meinen Untersuchungen schliesse ich mich der Eintheilung der Milz in zwei Hauptgruppen, mit und ohne venöse Plexus, an, und rechne zur ersten Gruppe die Milz des Menschen, des Affen, der Fledermaus, der Nager und des Hundes (Fig. 1, 2, 3, 4, Taf. IX), zur zweiten Gruppe die Milz des Ochsen, des Pferdes und des Igels. In der Milz des Hundes fand ich, wie auch Hoyer angibt, einen Venenplexus, der viel spärlicher entwickelt ist als bei den Milzen der ersten Gruppe, so dass hier verhältnissmässig viel eigentliches Pulpagewebe zwischen den Gefässen vorhanden ist (Fig. 2, Taf. IX).

Bei verschiedenen Autoren finden sich Angaben über Fasern, die capillare Venen umkreisen.

Nach Billroth kann man die capillaren Venen nicht im vulgären Sinne als Capillaren gelten lassen, da dieselben einer strukturlosen Membran entbehren. Sie sind oft durch quere, kreisförmige Fasern begrenzt, welche ziemlich regelmässig, etwa in der Distanz von 0,01 mm auseinander liegen. In manchen capillaren Venendurchschnitten sieht man, in der Längsrichtung der Gefässe verlaufend, spindelförmige Milzzellen. (Die Abbildung, die Billroth (3) in Fig. 2 giebt, zeigt diese Fasern deutlich und vollkommen meinen Befunden entsprechend.)

Henle (8) beschreibt an einer mit Kalilauge behandelten, menschlichen Milz in den feineren und feinsten Aesten der capillaren Venen ein Fadennetz, dessen Fäden spiralig und ringförmig mit spitzwinkligen Anastomosen das Gefäss umkreisen und bildet dasselbe ab. Wie von Ebner bemerkt, muss es auffallen, dass Henle die durch Kalilaugebehandlung dargestellten Fäserchen als Bindegewebsnetze bezeichnet, da ja leimgebendes Bindegewebe in Kalilauge bis zur Unsichtbarkeit aufquillt, während elastische Fasern bei dieser Behandlung deutlich hervortreten. Allerdings giebt Henle (7) in seiner früher erschienenen Mittheilung „Zur Anatomie der geschlossenen Drüsen“ an, dass sich zur Darstellung des Bindegewebsnetzes die Anwendung von verdünnter Kalilösung empfiehlt, die gerade stark genug sein muss, um die Malpighi'schen Körperchen zu lösen, ohne das Bindegewebe anzugreifen. W. Müller glaubt, dass Henle in diesen Fasern eine Andeutung der Capillarhülsen gesehen hat.

Schweigger-Seidel (23) konnte keine besondere Wand der capillaren Venen nachweisen. „Sie werden nach aussen abgegrenzt durch ein Fasersystem, welches Henle zuerst beim Menschen sah, und welches dadurch charakterisirt wird, dass es von spitzwinklig anastomosirenden, quer verlaufenden Fasern gebildet wird. Eigentlich ringförmig, in sich selbst zurücklaufend, sind dieselben entschieden nicht, sie umgeben vielmehr den Kanal halbkreisförmig und lösen sich in das Netz des Milzgewebes auf, so dass sie recht eigentlich den intervasculären Gewebssträngen angehören.“

Kyber (15) bildet aus einem Schnitte der menschlichen Milz ebenfalls „kreisförmige, durch quere Anastomosen verbundene

Fasern" ab, bezeichnet diese Anordnung aber keineswegs als constant.

Lebedjoff (16) sah an sehr dünnen Capillaren in amyloiden Milzen eine Begrenzung von einer einfach contourirten Membran, an einzelnen Stellen mit 1—2 halbcirculären Fasern, welche diese Membran von aussen umgeben.

Frey erwähnt in seinem Handbuche der Histologie und Histochemie, dass die Pulpa ein Netz ringförmiger, spitzwinklig anastomosirender, feiner Fasern als Grenze gegen die Blutbahn der venösen Capillaren besitzt.

Krause (12) ist der einzige, der halbkreisförmige, elastische Fasern in kleineren und auch in capillaren Venen beschreibt. In feineren Aesten dürften sich wohl ähnliche Fasern aus Bindegewebe finden.

Robertson (20) fand in der menschlichen Milz die venösen Kanäle begrenzt von einer äusserst feinen Zelllage; die Zellen von länglicher, schmaler Gestalt, hauptsächlich quer zum Verlaufe des Kanales angeordnet, während die spindelförmigen Endothelzellen in der Längsrichtung der Venen verlaufen. Augenscheinlich fand hier eine Verwechslung der circulären Fasern mit Zellen statt.

Nach Bannwart (1) fehlt bei der Katze in der Venenwand ein Netz circulärer Fasern von der Regelmässigkeit, wie es Henle und Frey abbilden. Bei anderen Arten (Hund z. B.) hat Bannwart deutlich eine umspinnende circuläre Faserlage gesehen.

Hoyer beschreibt eingehend die circulären Fasern in der Menschenmilz an mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten. Das Endothelrohr der venösen Capillaren wird nach aussen von ringförmig angeordneten, scharf von dem übrigen Gewebe hervortretenden Stützfasern umgeben. „Auf Querschnitten der Gefässe nimmt man eine nur stellenweise unterbrochene, ziemlich scharfe Umgrenzung derselben wahr, auf Längsschnitten dagegen erhält man die Querschnitte der oben erwähnten Fasern, wie auch Henle angiebt, als parallel angeordnete Punktreihen. Bei Verschiebung des Tubus kommen dann die den Querschnitten angehörenden Fasern zum Vorschein. Dieselben verbinden sich vielfach spitzwinklig mit einander, und nicht selten findet man in solchen Fällen Kerne in den Knotenpunkten. Eine genauere

Untersuchung führt zu dem Schlusse, dass diese Fasern durchaus nicht gesonderte und ringförmig die Gefässe umkreisende Gebilde darstellen, sondern dass wir es hier mit den bekannten Fasern des Reticulums zu thun haben, in welches die Gefässe eingelagert sind. Die Fasern lassen sich unschwer in das Netzwerk hinein verfolgen, und dieses letztere tritt bei genauer Einstellung des Mikroskopes mit derselben Schärfe und intensiven Färbung zu Tage, wie jene Fasern selbst." Hoyer gelang es nicht in thierischen Milzen (Hund und Kaninchen) annähernd so klare Bilder dieser Fasern, wie beim Menschen, zu finden. Die Fasern der Menschenmilz erscheinen viel stärker als die der Thiere.

Kultschitzky (14) findet auch bei Hund und Katze ganz dasselbe Verhältniss des Reticulums der Milzpulpa zu den Venencapillaren, wie das von Hoyer für die Menschenmilz beschrieben worden ist. An den Längsschnitten der Venencapillaren ist es sehr leicht, die charakteristischen Henle'schen Ringe zu unterscheiden; dieselben anastomosiren mit einander mittelst schräg verlaufender Fäden und sind ebenfalls unmittelbar mit dem Reticulum der Milzpulpa verbunden. Das Gerüst ist aber bei diesen Thieren viel dünner als beim Menschen und auch weniger leicht zu untersuchen.

Was die Anordnung der elastischen Fasern um die capillaren Venen anlangt, schliesse ich mich vollständig den Ausführungen von Ebner's an. Beim Menschen sind die circulären, elastischen Fasern der capillaren Venen leicht mit Orcein oder nach Weigert darzustellen, doch muss hervorgehoben werden, dass beide Färbemittel ziemlich lange einwirken müssen, um die Fasern deutlich hervortreten zu lassen. In Weigert'scher Flüssigkeit wurde 14—20 Stunden gefärbt, in Orcein ebenfalls so lange, wenn nicht erwärmt wurde, oder beiläufig $^{1}/_{2}$ Stunde bei Erwärmung. Bei Färbung mit Pikronigrosin erscheinen die elastischen Fasern dunkelgrün. Niemals sieht man, wie von Ebner bemerkt, einen Uebergang der elastischen Fasern in das Pulpareticulum, dasselbe ist überhaupt, mit Ausnahme der Umgebung der Gefässscheiden, frei von elastischen Elementen. Es sind demnach die circulären Fasern nicht als Reticulumfasern anzusehen, sondern sind vom Reticulum vollständig unabhängige Bildungen. Ausser beim Menschen (Fig. 3, Taf. IX) fand ich diese Fasern bei allen untersuchten Thieren, die überhaupt ein capillares Venennetz

zeigten; dies war der Fall in der Milz des Affen, des Murmelthiers (Fig. 4, Taf. IX), des Eichhörnchens, des Kaninchens, der Ratte, des Meerschweinchens, der Fledermaus und des Hundes, in welch letzterer aber, wie schon erwähnt, kein so reichliches cavernöses Venennetz vorhanden ist, wie in der Milz der vorerwähnten Thiere (Fig. 2, Taf. IX). In der Milz des Igels, des Ochsen und des Pferdes fand ich weder ein capillares Venennetz, noch elastische Fasern in den Wandungen der kleineren vorhandenen Venen. Ebensowenig gelang es mir in Milzen von Vögeln, Reptilien, Amphibien und Fischen elastische, circuläre Venenfasern nachzuweisen. Von Ebner erwähnt, dass man an Längsschnitten der capillaren Venen, ausser den punktfömigen Querschnitten der elastischen Fäserchen, die wichtige Thatsache erkennt, „dass die Punkte in einem äusserst feinen Häutchen liegen, das sich in Orcein etwas gebräunt hat. Man sieht das Häutchen bei starker Vergrösserung ganz deutlich, dass dasselbe hier im Querschnitte vorliegt; es ist aber wegen seiner geringen Dicke, die höchstens wenige Zehntelmikromillimeter betragen kann, in der Flächenansicht kaum wahrnehmbar. Die capillaren Venen werden also nicht von einem Reticulum ringförmig angeordneter Bälkchen, zwischen welchen offene Lücken sind, begrenzt, sondern von einem feinen Häutchen, das in Form elastischer Fäserchen Verstärkungen besitzt. Diesem Häutchen sitzen die so eigenthümlich gebauten Endothelzellen der Milz auf.“ Nach meinen Erfahrungen ist dieses elastische Häutchen in der menschlichen Milz ziemlich schwer nachweisbar, und es gelang mir überhaupt nicht an allen Stellen dasselbe zur Darstellung zu bringen. An einer Rissstelle in einem Schnitte durch die Milz von Macacus sah ich ein solches Häutchen mit den daraufgelagerten elastischen Fasern flächenhaft vorragen (Fig. 5, Taf. IX). Am leichtesten gelang der Nachweis desselben in der Milz des Murmelthieres, die mir überhaupt die übersichtlichsten Bilder über Anordnung und Wandung der capillaren Venen gab. Die Venen lassen hier nur einen geringen Raum für das eigentliche Pulpagewebe übrig; ausserordentlich deutlich treten an Längsschnitten in regelmässigen Abständen von beiläufig 5 μ die punktförmigen Querschnitte der elastischen Fasern hervor, die hier etwas feiner sind als in der Menschenmilz, in der Milz von Macacus und vom Hunde. Spitzwinklige Anastomosen der elasti-

schen Fäserchen kann man, wie das verschiedene Forscher beschrieben haben, leicht an Schnitten wahrnehmen, an denen die Wandung einer Vene flächenhaft getroffen wurde. An Venenquerschnitten verrathen sich die elastischen Fasern durch einen stärkeren Contur des betreffenden Gefässes, wenn gerade eine Faser längsgetroffen wurde. Gegen das Lumen vorspringend sieht man die in der Längsrichtung der Venen angeordneten bekannten Endothelzellen (Fig. 4 E, Taf. IX). Die Fasern in der Milz von Macacus stehen enger beisammen (etwa 3,5 μ durchschnittlich), als die in der menschlichen Milz (etwa 4,5 μ). In den capillaren Venen der Milz vom Eichhörnchen sind die Abstände zwischen den einzelnen elastischen Fasern nicht so regelmässig wie beim Murmelthier; die durchschnittliche Entfernung der Fasern von einander dürfte wie bei Macacus sein. Das Kaninchen zeigt im Allgemeinen ähnliche Anordnung in Bezug auf Dicke und Entfernung der einzelnen circulären, elastischen Fasern wie das Eichhörnchen; jedoch fand ich hier die Fasern oft auffallend schwach färbbar. An vielen Stellen kann man den Contour einer capillaren Vene noch eine Strecke weit verfolgen, ohne dass es gelingt die elastischen Fasern nachzuweisen. Die Milz des Meerschweinchens zeichnet sich durch ein noch reicheres Venennetz aus, als die Milz des Murmelthieres, so dass die Pulpastränge bedeutend in den Hintergrund treten. Die Kreisfasern stehen eng und sind fein. Schwieriger gelingt der Nachweis der capillaren Venen mit ihren elastischen Fasern in der Rattenmilz. Die Venen sind verhältnissmässig schmal; die Kreisfasern stehen sehr eng und färben sich auffallend schwer. Aehnlich liegen die Verhältnisse in der Milz der Fledermaus. In der Hundemilz treten die circulären, elastischen Fasern aussordentlich deutlich hervor, hingegegen war ich nicht im Stande, ein homogenes Begrenzungshäutchen, dem diese Fasern aufsitzen sollen, nachzuweisen. Die Fasern sind beiläufig ebenso dick wie beim Menschen, stehen hier aber etwas enger (Fig. 2, Taf. IX). Es scheinen individuelle Schwankungen in der Regelmässigkeit der Anordnung und in der Dicke der einzelnen Fasern vorzukommen, indem bei der einen von zwei untersuchten Hundemilzen die Fasern lange nicht so deutlich darzustellen waren und auch zarter erschienen, als dies in der anderen Milz der Fall war. An manchen umschriebenen Stellen der capillaren Venen der Hundemilz

lassen sich keine elastischen Kreisfasern darstellen, so dass hier die scharfe Grenze zwischen Pulpagewebe und Vene entfällt. Es können solche Stellen den Eindruck machen, als ob hier das Gefäss sich in das Pulpareticulum öffnen würde (Fig. 2 *x*, Taf. IX). Erwähnen möchte ich, dass man häufig beim Hunde capillare Venen findet, die unmittelbar Capillarhülsen, oder — wie Kultschitzky diese räthselhaften Gebilde nennt — Schweigger-Seidel'schen Körperchen, anliegen. Schon Kyber gedenkt dieses Verhaltens und lässt einen Theil der Capillaren, wahrscheinlich gleich nach ihrem Austritte aus der Hülse, in die Venen einmünden. Hoyer findet ebenfalls beim Hunde oft die Hülse ganz von venösen Capillaren umgeben, es findet aber hier — und ich schliesse mich dieser Ansicht an — kein direkter Uebergang des Blutes aus der Arterie in die Vene statt, denn die arteriellen Capillaren setzen sich noch eine kurze Strecke weit über ihre Hülse hinaus in das Pulpagewebe fort.

Wo die capillaren Venen den Hülsen anliegen, fehlen meist die circulären, elastischen Fasern (Fig. 2 *CH*, Taf. IX).

Von Ebner scheinen die von elastischen Fäserchen verstärkten Grundhäutchen der capillaren Venen ein neuer Beweis für das Vorhandensein einer geschlossenen Blutbahn in der Milz zu sein. Nach meiner Ansicht könnten in der Milz bei so tiefgreifenden Unterschieden in der Gefässvertheilung bei verschiedenen Thierarten leicht auch Verschiedenheiten im Uebergang des Blutstromes von den Arterien zu den Venen obwalten, eine Möglichkeit, deren auch Bannwart gedenkt. Jedenfalls müsste eine vollständig wandungslose Blutbahn in Milzen mit reichlich entwickeltem capillarem Venennetz sich auf ein verhältnissmässig kleines Gebiet beschränken, da, wie gezeigt wurde, der grösste Theil der Milzpulpa im weiteren Sinne von den capillaren Venen eingenommen wird. Erwähnen möchte ich, dass ich auch in Milzen mit cavernösem Venennetz rothe Blutkörperchen ausserhalb der Venen in den Pulpasträngen stets vorfand und dass es mir niemals gelang, den Uebergang einer arteriellen Capillare in eine venöse nachzuweisen. Nach von Ebner gehen die elastischen Fäserchen der capillaren Venen an den grösseren Venen in zweiffellos elastische Fasernetze über. Dieses Verhalten kann ich ebenfalls bestätigen. Diese Fasernetze sind im allgemeinen ziemlich schwach ausgeprägt. Beim Menschen sind

solche Netze namentlich an jenen Venen deutlich wahrnehmbar, die sich an einen Balken anlehnen; man sieht vom elastischen Gewebe des Trabekels Fasern und Häutchen ausgehen, die die Vene locker umscheiden. Venen, die keinem Trabekel mehr anliegen, zeigen gewöhnlich schon den Bau der capillaren Venen. Ein ähnliches Verhalten sah ich in den meisten Milzen der übrigen untersuchten Säuger, nur findet man namentlich beim Hunde und auch beim Kaninchen oft schon in Venen, die noch theilweise von einem Balken begrenzt werden, regelmässige elastische Kreisfasern, was in der Menschenmilz nur ausnahmsweise vorkommt (Fig. 7 V, Taf. IX).

II. Das elastische Gewebe in Arterien, Arterienhüllen und Malpighi'schen Körperchen.

Die Milzarterie erhält bekanntlich, wie die Vene, von der Milzkapsel bei ihrem Eintritte in die Milz einen Ueberzug, der aus demselben Gewebe besteht wie Kapsel und Balken; diese Trabekularhülle begleitet noch die grösseren Gefässäste, so dass man ebensogut sagen könnte, die gröberen Gefässe der Milz verlaufen in Trabekeln. Indem sich die Balkenhülle allmählich auffasert, kann man nicht mehr die Antheile dieser Hülle und die Antheile der durch Leukocyteninfiltration aufgefaserten Gefässadventitia unterscheiden.

Durch örtlich stärkere Infiltration der Arterienscheide entstehen die Malpighi'schen Körperchen oder Keimlager. Die Arterien setzen sich über die Malpighi'schen Körperchen hinaus fort in das Pulpagewebe, anfangs noch unter Beibehalt ihrer adenoiden Scheide, zerfallen in mehrere kleine Aestchen, die sogenannten Penicilli. Diese werden nach kurzem Verlaufe von eigenthümlichen, länglich ovalen Gebilden umgeben, den von Schweigger-Seidel entdeckten Capillarhülsen. Die arteriellen Capillaren finden aber nicht in diesen Hülsen ihr Ende, sondern sind noch eine Strecke weit in dem Pulpagewebe zu verfolgen. Die letzten Verzweigungen tragen nach Golz (6) bauchige Erweiterungen, Ampullen.

Kölliker sieht in der Hülle der Malpighi'schen Körperchen und der mit ihr im Zusammenhang stehenden Gefässscheide insofern eine Uebereinstimmung, als beide Bindegewebe und elastische Fasern enthalten.

Henle, der als erster eine geschlossene Umgrenzungs-

membran der Malpighi'schen Körperchen läugnete, spricht die Fasern an der Oberfläche der letzteren als Bindegewebe an.

Huxley(10) fand beim Schafe an der Oberfläche und bisweilen auch im Innern der Follikel ein Maschenwerk blasser Fasern, ähnlich dem jungen elastischen Gewebe, welches von der ursprünglichen Tunica adventitia herzurühren schien.

Nach W. Müller wird die Arterienscheide fast ausschliesslich aus Bindegewebe gebildet; die Adventitia unterscheidet sich vom gewöhnlichen Verhalten nur durch eine Lockerung der Bindegewebsfibrillen. Die Zwischenräume in den infiltrirten Scheiden werden von netzförmig verflochtenen Bindegewebsfibrillen durchzogen, zwischen denen an manchen Stellen sehr feine elastische Fasern zum Vorschein kommen. Auch Kyber lässt in den Arterienscheiden die elastischen Fasern an Menge beträchtlich gegen die Bindegewebsfasern zurücktreten.

Frey sieht als Abgrenzung der Follikel nur reticuläres Gewebe.

Wie Kultschitzky sehr richtig erwähnt, sind die elastischen Fasern in der Milz in weit grösserer Menge vorhanden, als bisher von den meisten Autoren angenommen wurde. Ausser dem elastischen Gewebe in Kapsel und Balken sieht Kultschitzky in der Pulpa auf weite Strecken hinziehende, dünne, elastische Fasern, die mit den elastischen Netzen der Arterien verbunden sind. Diese meist sehr dünnen Fasern können auch in den Malpighi'schen Körperchen beobachtet werden. Ihr regelmässiges Vorhandensein in diesen spricht dafür, dass die Malpighi'schen Körperchen sekundäre Bildungen sind. Man muss nach Kultschitzky diese elastischen Fasern für einen Rest des früher hier vorhandenen faserigen Bindegewebes ansehen, so dass bei der Zerfaserung des leimgebenden Bindegewebes der Adventitia nicht nur eine morphologische, sondern auch eine chemische Veränderung stattgefunden hat.

Nach von Ebner sieht man locker gefügte, elastische Fasernetze in den adenoiden Scheiden der Arterien, welche man bis in die Malpighi'schen Körperchen verfolgen kann. Die eigentliche Pulpa ist, mit Ausnahme der Kreisfasern um die capillaren Venen, frei von elastischen Fasern.

Nach meinen eigenen Untersuchungen fand ich die Arterienadventitia hauptsächlich aus elastischem Gewebe gebildet. Das

collagene Bindegewebe tritt, im Vergleiche zum elastischen, ausserordentlich in den Hintergrund. Häufig hat es den Anschein, als ob die Adventitia nur aus elastischem Gewebe bestände. Zum grössten Theil, namentlich an grösseren Arterien, sind es elastische Häutchen, die sich untereinander netzförmig verbinden können, die erst im weiteren Verlaufe der Arterien gegenüber den elastischen Fasern mehr zurücktreten. Letztere treten ebenfalls, insbesondere vom Beginne der Infiltration der Arterienscheiden an, zu Netzen zusammen, die ein in der Längsrichtung der Gefässe angeordnetes Maschenwerk bilden (Fig. 6 Taf. IX). Auch noch in den Malpighi'schen Körperchen trifft man häufig elastische Membranen an. So lange die Arterien von einer deutlich abtrennbaren Trabekularscheide umgeben sind, zeigen die elastischen Membranen und Fasernetze der eigentlichen Gefässadventitia gewöhnlich ein mehr lockeres Gefüge und bestehen aus gröberen Elementen, als die nach aussen angrenzenden, regelmässig, angeordneten, elastischen Theile der Trabekularscheide (Fig. 9, Taf. IX).

Jedenfalls ist der ausserordentliche Reichthum der Arterienscheiden an elastischem Gewebe auffallend. Da man die Follikel durch reichliche Einlagerung von Leukocyten in die Arterienscheiden entstanden denken muss, so ist es leicht begreiflich, dass wir in den Malpighi'schen Körperchen ebenfalls elastisches Gewebe finden. Nach Bannwarth reicht die Angabe W. Müller's, „die Keimlager entstehen durch cytogene Umwandlung der Scheiden", nicht aus, sondern alle Keimlager (Malpighi'schen Körperchen) nehmen ihren ersten Ursprung von einer lymphoiden Infiltration der Arterienhülle, an der sich sowohl Adventitia, als auch Arterienscheide, die in diesem Entwicklungsstadium noch nicht scharf zu trennen sind, betheiligen. Ihre weitere Entwicklung können die Keimlager wesentlich auf Grund der Scheide, oder auf Grund der Adventitia, oder der Pulpa finden. Indem von einem Punkte aus ein rascheres Wachsthum beginnt, und sich ein Keimcentrum bildet, wird in den beiden ersten Fällen das fibrilläre Gewebe nach aussen, peripher verschoben und zusammengedrängt, so dass ein solches Keimlager gegen die Pulpa mit deutlicher Grenzlinie aufhören kann; es können aber auch die nächstliegenden Pulpamaschen dicht von Leukocyten erfüllt sein. Erfolgt die Weiter-

entwicklung wesentlich in der Pulpa, so entsteht ein Keimcentrum ausserhalb der ursprünglich infiltrirten Arterienhülle. Die Maschen des Reticulums werden flachgedrückt, das sich vergrössernde Keimlager schiebt sie vor sich her, bis schliesslich der ursprünglich infiltrirte Bezirk in das Keimcentrum, respektive dessen dunkle Schale mit einbezogen ist.

Die von Bannwart angenommene verschiedene Entwicklungsweise der Keimcentren würde die Verschiedenheiten in der Anordnung der elastischen Fasern in den Keimlagern verständlich machen. Häufig findet man nämlich Keimlager verhältnissmässig gut durch ein elastisches Faser- oder Membranennetz abgegrenzt, das stets (bei excentrischer Lage der Arterie) an der der Arterie näher liegenden Seite dichter ist als an der entgegengesetzten (Fig. 7, Taf. IX und 8, Taf. X). Solche Keimlager müssten sich durch Weiterentwicklung auf Grund der Arterienhülle gebildet haben; die begrenzenden elastischen Fasern wären die auseinandergedrängten elastischen Fasern der Arterienhülle. In solchen Keimlagern findet man auch in der nächsten Umgebung der Arterie nur verhältnissmässig spärliche elastische Fasern, weil ja die Mehrzahl randwärts gedrängt wurde. Andrerseits zeigen manche Keimlager an ihrer Peripherie keine elastischen Fasern und werden nur durch die umgebenden capillaren Venen abgegrenzt, hingegen zeigen sie in der nächsten Umgebung der Arterie ein reichliches, elastisches Fasernetz. Diese Keimlager würden solchen entsprechen, die ihre Weiterentwicklung wesentlich in der Pulpa gefunden haben. Wir hätten demnach zwei Typen von Keimlagern in Bezug auf das Verhalten ihrer elastischen Fasern zu unterscheiden:

1. Keimlager mit begrenzendem elastischen Fasernetz, entstanden unter Hauptbetheiligung der Arterienhülle.

2. Keimlager ohne begrenzendes, elastisches Fasernetz, entstanden unter Hauptbetheiligung der Pulpa. Den 2. Typus fand ich hauptsächlich in der Milz des Menschen, der Ratte und des Meerschweinchens.

Die den Malpighi'schen Körperchen angelagerten, capillaren Venen erscheinen bogenförmig um die Keimlager angeordnet, wie es Kultschitzky für die Hundemilz beschreibt; diese Lagerung ist bei der Annahme einer sekundären Ausbildung der Keimlager leicht verständlich (Fig. 1 *c V*, Taf. IX).

Auch jenseits der Malpighi'schen Körperchen findet man, soweit überhaupt noch eine Arterienadventitia zu erkennen ist, dieselbe hauptsächlich aus elastischem Gewebe zusammengesetzt (Fig. 4 *A* Taf. IX). Ausser dem elastischen Gewebe in der Umgebung der Arterien und den Ringfasern um die capillaren Venen, konnte von Ebner in der Pulpa keine elastischen Fasern nachweisen. Ich stimme hiermit überein mit Ausnahme der Rattenmilz, bei der ich von der Kapsel feinste elastische Fasern in die Pulpa eindringen sah, ohne dass etwa Gefässe in der Nähe gelegen wären.

Die Arterienmedia ist, wie an allen Arterien, hauptsächlich aus glatten Muskelfasern zusammengesetzt.

Es fällt aber auf, dass an sehr zahlreichen Arterien der Milz die Umgrenzung jeder einzelnen Muskelfaser sich bei Färbung auf elastische Fasern mit Orcein, oder nach Weigert intensiv färbt, so dass am Gefässlängsschnitt ein zierliches, regelmässiges Wabenwerk sichtbar ist (Fig. 9, Taf. IX). Namentlich deutlich tritt die Umgrenzung der Muskelfasern an kleineren Arterien hervor. Es scheint jede Muskelfaser allseitig umsäumt von elastischen Häutchen, die sowohl untereinander, als auch mit der elastischen Innenhaut und mit elastischen Fasern, oder Häutchen der Adventitia im Zusammenhang zu stehen scheinen (Fig. 10 Taf. X). An kleinsten Arterien, die schon den arteriellen Capillaren nahe stehen, sieht man die in einfacher Lage angeordneten Muskelfasern wulstig gegen die Oberfläche vorspringen, und auch noch an diesen Gefässen kann man jede einzelne Muskelfaser von einem äusserst feinen, sich wie elastisches Gewebe färbenden Ueberzug umsäumt sehen. Besonders deutlich fand ich dieses Verhalten in der Milz des Igels und des Hundes (Fig 11, Taf. X). Nur selten (beim Hunde) lassen sich feinste elastische Fäserchen bis in die Capillarhülsen verfolgen.

Nach Schaffer (21) werden die glatten Muskelfasern weder durch eine amorphe Kittsubstanz, noch durch Intercellularbrücken verbunden, sondern jede Faser erscheint durch eine zarte, geformte Bindesubstanz umhüllt. Wenn diese mächtig entwickelt ist, stellt sie ein von rundlichen Vacuolen durchbrochenes Häutchenwerk dar, welches sich an der Oberfläche jeder Muskelzelle zu einer membranösen Hülle verdichtet. Auf Zusatz von

Säuren oder Alkalien verschwindet das Netzwerk und es werden einzelne, zwischen den Muskelzellen verlaufende, elastische Fasern sichtbar. Ich glaube die in der Arterienmedia vorhandenen Umhüllungshäutchen für die von Schaffer beschriebenen Umhüllungsmembranen der glatten Muskelfasern halten zu dürfen.

Nach ihrem Verhalten zu Orcein und zur Weigert'schen Flüssigkeit dürften sie in den Milzarterien zum elastischen Gewebe zu rechnen sein, es wäre aber auch denkbar, dass eine andere Substanz dieselbe Reaktion geben könnte.

Geschlängelte, elastische Fasern und Membranen sieht man ja in jeder Arterienmedia, ohne dass sie aber Begrenzungshäutchen jeder einzelnen Muskelfaser bilden würden, wie dies so häufig bei den Milzarterien der Fall ist.

Morpurgo (18) untersuchte Arterien bei Embryonen verschiedenen Alters und kommt zum Schluss, dass das elastische Skelett der Arterienwand in den früheren Stadien als ein Fachwerk angelegt ist, worin die Muskelzellen mehr oder weniger vollständig eingekapselt liegen. Am Quer- und Längsschnitte zeigen die circulären, beziehungsweise der Axe des Gefässes parallelen Züge vollständigen Zusammenhang. Diese Züge entsprechen den langen Wänden der Fächer, die kurzen Wände aber verschwinden auf Quer- und Längsschnittbildern mehr und mehr, je mehr sich die zonuläre Anordnung geltend macht. Diese Beschreibung der embryonalen Arterienmedia stimmt mit den Bildern, die ich in der Media zahlreicher Milzarterien sah, überein. Es könnten demnach die betreffenden Arterien auf einem früheren Entwicklungsstadium stehen geblieben sein.

III. Das elastische Gewebe in Kapsel und Balken.

Die meisten Autoren lassen Kapsel und Balken der Milz aus Bindegewebe, glatter Muskulatur und elastischen Fasern zusammengesetzt sein. Nach Kultschitzky spielt das Bindegewebe in der Milzkapsel und Trabekeln eine untergeordnete Rolle im Vergleiche zur glatten Muskulatur und der elastischen Substanz. Bei verschiedenen Thieren sind Kapsel und Balken von verschiedener Beschaffenheit. Die Grundlage der Muskelschicht wird von elastischer Substanz gebildet. Beim Hunde findet man in der Kapsel ein elastisches, flächenhaft ausgespanntes Netz. Die elastischen Fasern gehen in die Kapsular-

balken über und bilden ein dichtes Netz mit sehr langen Maschen, die längs der Muskelbündel ausgestreckt sind. Beim Hunde verlaufen die elastischen Fasern der Kapsel stets geradlinig, während sie bei der Katze fast immer geschlängelt sind.

Die Verschiedenheiten in Bezug auf die Anordnung von Muskelfasern, elastischem und Bindegewebe bei verschiedenen Thierarten sind, wie Kultschitzky erwähnt, sehr auffallend. Beim Menschen enthält die äussere Schicht der Kapsel mehr Bindegewebe, die innere mehr elastisches Gewebe. Muskelfasern lassen sich sehr schwer nachweisen, sie sind jedenfalls spärlich und liegen in der innersten Schicht der Kapsel, wie Hoyer ererwähnt. Im inneren Kapselantheile bilden elastische Fasern und Membranen reichliche, leicht gewellte Züge, die zu einem unregelmässigen, feinmaschigen Netzwerk verbunden sind. Denselben Bau zeigen die ziemlich dicken, aber nicht besonders reichlichen Trabekel. Am Querschnitt der Balken lässt sich ein ziemlich unregelmässiges Maschenwerk von elastischem Gewebe nachweisen. Die Affenmilz zeigt in Bezug auf Kapsel und Balken annähernd den gleichen Bau wie die menschliche Milz; nur dass bei ersterer etwas reichlichere, aber schmälere Balken und eine dünnere Kapsel vorhanden ist. Am Querschnitte zeigen die Balken ein regelmässigeres Netzwerk als beim Menschen. Durch sehr reichliche Muskulatur, namentlich in den Balken, zeichnet sich die Milz des Murmelthieres aus. Die feinen Trabekel erscheinen bei Hämalaun-Eosinfärbung fast nur aus glatter Muskulatur gebildet. Bei Orceinfärbung sieht man in den Balken ein regelmässiges Maschenwerk; die Maschen sind in der Richtung der Trabekel in die Länge gezogen, am Querschnitte zeigen sich die elastischen Elemente ebenfalls als ein ziemlich regelmässiges Netz. In den Maschen dieses Netzes sieht man die quergetroffenen Kerne der glatten Muskelfasern liegen (Fig. 12, Taf. X). Bindegewebige Antheile konnte ich in den Trabekeln nicht mit Sicherheit nachweisen. Es liegen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie oben für die Media von vielen Milzarterien beschrieben wurden. Jede einzelne Muskelfaser wird allseitig umhüllt von elastischem Gewebe, es stellt also letzteres ein mehr oder weniger regelmässiges Fachwerk dar, in das die Muskelfasern eingelagert sind. Beim Murmelthiere ist dieses Fachwerk verhältnissmässig dick. Bedeutend zarter ist letzteres in der

Milz des Hundes, wo die Muskelfasern noch mehr in den Vordergrund gegenüber dem elastischen Gewebe treten (Fig. 2 *T*, Taf. IX). Die Balken sind hier ausserordentlich reichlich vorhanden. Eine Felderung am Querschnitte als Ausdruck von anastomirenden, die Muskelfasern umkreisenden, elastischen Häutchen lässt sich mehr oder weniger deutlich auch in den Milzbalken vom Eichhörnchen, Kaninchen, Fledermaus und Igel nachweisen; es soll aber damit nicht gesagt sein, dass das elastische Gewebe der Balken nur aus anastomosirenden Häutchen besteht, sondern es finden sich in den meisten Milzen auch elastische Fasern, die hauptsächlich in der Längsrichtung der Balken angeordnet sind. In der Milz des Pferdes und des Ochsen wiegen die elastischen Fasern gegenüber den elastischen Häutchen bedeutend vor. Die Fasern sind meist stark geschlängelt, sind zum Theil ziemlich fein, daneben kommen aber auch sehr grobe Fasern vor. In Bezug auf die Anordnung der Balken unterscheidet sich die Pferdemilz sehr wesentlich von der des Ochsen, indem bekanntermassen bei letzterer von den grösseren Trabekeln reichlich feine, rein muskulöse Bälkchen abzweigen, so dass man überall im Pulpagewebe einzelne, oder nur zu schwachen Bündeln vereinigte Muskelfasern hinziehen sieht. Von elastischen Fasern ist in diesen Bälkchen nichts zu sehen. Beim Pferde sind nur grobe Trabekel vorhanden, nirgends sieht man von diesen austrahlende Muskelbündel. Die Milz der Ratte zeichnet sich durch ihre Armuth an Balken aus. Wo sie vorhanden sind, sind sie äusserst schmal und enthalten ausser glatten Muskelfasern nur feine elastische Fasern. Ausserdem sieht man, wie schon erwähnt, von der Kapsel einzelne elastische Fasern, gewöhnlich nur auf kurze Strecken in die Pulpa hineinragen, die von keinen Muskelzügen begleitet sind. Die reichlichsten, zugleich aber sehr feinen Balken fand ich in der Milz der Fledermaus.

Die Milzen der übrigen Wirbelthierklassen zeigen wenig Beachtenswerthes in der Anordnung ihres elastischen Gewebes. Von typischen capillaren Venen, wie sie bei Säugern vorkommen, ist hier nichts zu sehen. Bei Vögeln findet sich elastisches Gewebe ausser in der Kapsel, wo es mehr oder weniger reichlich vorhanden ist, in den Arterienhüllen, die zum Theil durch Leukocyteninfiltration aufgefasert sind, und in der Wandung der grösse-

ren Venen. Ganz ähnlich verhält sich die Milz der Schildkröte. Beim Frosche fand ich überhaupt kein elastisches Gewebe in der Milz. In den Milzen der Fische lassen sich bei manchen Arten sehr feine elastische Fasern in der Kapsel nachweisen, bei anderen ein etwas gröberes Fasernetz, im Allgemeinen herrscht aber das Bindegewebe vor. (Bei Raja asterias fand ich die Kapsel vollständig frei von elastischem Gewebe.) Ausserdem findet man noch elastische Fasern in Begleitung der grösseren Venen und in der Arterienadventitia. Die Elastica interna der Arterien zeigt bei den von mir untersuchten Milzen von Fischen (Cacharias glaucus, Lophius piscatorius, Raja asterias, Torpedo) insofern eine Sonderheit, als in sehr kleinen Arterien von einer elastischen „Innenhaut" kaum mehr die Rede sein kann, da man an deren Stelle nur in der Längsrichtung des Gefässes verlaufende, untereinander parallel angeordnete Fasern wahrnimmt, ohne dass man im Stande wäre, ein diese Fasern verbindendes Häutchen nachzuweisen. An etwas grösseren Arterien kann man ein feinstes Häutchen unterscheiden, dem die hauptsächlich längsverlaufenden Fasern als Verstärkungen aufsitzen. Die longitudinalen Fasern setzen sich durch quere und schräge Fasern untereinander in Verbindung, sodass dadurch schon eine Annäherung an das Bild einer gefensterten Membran zu Stande kommt. Dieses Verhalten scheint sich nicht nur auf die Arterien der Milz zu beschränken; denn ich sah eine ähnliche Anordnung auch in Mesenterialarterien von Cacharias. (Fig. 13, Taf. X.)

Ergebnisse.

Die Milzen der Säugethiere lassen sich eintheilen in solche mit (Mensch, Affe, Nager, Fledermaus, Hund) und solche ohne capillarem Venennetz (Ochs, Pferd, Igel). Es kann bei weitem der grössere Theil der Pulpa im weiteren Sinne von den capillaren Venen eingenommen sein, so dass das eigentliche Pulpagewebe mehr in den Hintergrund tritt. Die Wandung der capillaren Venen besteht aus dem Endothelbelag, nach aussen von diesem folgt ein feinstes elastisches Häutchen, das aber nicht überall mit Sicherheit nachzuweisen ist, das Verstärkungen in Form von aufgelagerten elastischen Kreisfasern besitzt. Diese Kreisfasern sind bei verschiedenen Arten verschieden dick, und ebenso sind

sie verschieden weit von einander entfernt. Sie verlaufen senkrecht zur Richtung der Endothelzellen. Die Kreisfasern sind für capillare Venen charakteristisch.

Die Malpighi'schen Körperchen zeigen entweder ein elastisches Faser- und Membranennetz hauptsächlich an ihrer Oberfläche, oder hauptsächlich in der Umgebung der Arterie, je nachdem sie ihre Ausbildung mehr auf Grund von Infiltration der Arterienhülle, oder mehr auf Grund von Infiltration der Pulpa erfahren haben. Das elastische Fasernetz an ihrer Oberfläche entspricht den peripheriewärts verdrängten elastischen Fasern der Arterienhülle.

Die Media zahlreicher Milzarterien ist aus glatten Muskelfasern zusammengesetzt, die in ein Wabenwerk von elastischen Häutchen eingelagert sind, so dass jede einzelne Muskelfaser allseitig von elastischem Gewebe umgeben ist. Ein ähnliches Verhalten findet sich in muskelreichen Balken. Die Trabekel vieler Thiere scheinen nur aus Muskulatur und elastischem Gewebe zusammengesetzt zu sein.

Elastisches Gewebe kommt im Allgemeinen ausser in den Gefässwandungen und deren Umgebung, in der Milzpulpa nicht vor.

Wien, Juli 1899.

Literatur-Verzeichniss.

1. Bannwart, Untersuchungen über die Milz I. Theil. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 38. 1891.
2. Billroth, Zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Milz. Virchow's Arch. Bd. 20. 1860.
3. Derselbe, Zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Milz. Virchow's Arch. Bd. 23. 1862.
4. Von Ebner, Ueber die Wand der capillaren Milzvenen. Anatom. Anz. Bd. 15. 1899.
5. Frey, Handbuch der Histologie und Histochemie. V. Auflage. Leipzig 1876.
6. Golz, Untersuchungen über die Blutgefässe der Milz. Inaug.-Diss. Jurjew 1893.
7. Henle, Zur Anatomie der geschlossenen (lenticulären) Drüsen oder Follikel und der Lymphdrüsen. Henle's und Pfeuf. Zeitschr. 3 R. Bd. 8. 1860.

8. Derselbe, Handbuch der systematischen Anatomie Bd. 2. 1866.
9. Hoyer, H., Ueber den Bau der Milz. Morphol. Arb. Bd. 3. 1893.
10. Huxley, citirt bei Schweigger-Seidel, Untersuchungen über die Milz. Virchow's Arch. Bd. 23.
11. Kölliker, Mikroskopische Anatomie. Leipzig 1854.
12. Krause, Allgemeine und mikroskopische Anatomie III. Auflage. Hannover 1876.
13. Kultschitzky, Ueber die Structur der Milz. Charkow 1882. Referat im Jahresber. über die Fortschr. der Anat. und Physiol. Bd. 12.
14. Derselbe, Zur Frage über den Bau der Milz. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 46. 1895.
15. Kyber, Ueber die Milz des Menschen und einiger Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6. 1870.
16. Lebedjoff, Untersuchungen amyloider Milzen. Materialien zur Lehre von dem normalen Bau der Milz und von der Entwicklung ihrer amyloiden Entartung. Rudneff's Journ. 1873. Referat im Jahresber. über die Fortschr. der Anat. und Physiol. Bd. 2.
17. Lee nnd Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik. Berlin 1898.
18. Morpurgo, Ueber die Entwicklung der Arterienwand. Sitz.-Ber. der Akad. der Wissensch. III. Abth., Bd. 90. Wien 1884.
19. W. Müller, Ueber den feineren Bau der Milz. Leipzig und Heidelberg 1865.
20. Robertson, A Contribution to Splenic Histology. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 20. 1886.
21. Schaffer, Ueber die Verbindung der glatten Muskelzellen untereinander. Anat. Anz. Bd. 15. 1898.
22. Schweigger-Seidel, Untersuchungen über die Milz I. Abth. Virchow's Arch. Bd. 23. 1862.
23. Derselbe, Untersuchungen über die Milz II. Abth. Virchow's Arch. Bd. 27. 1863.
24. Weigert, Ueber eine Methode zur Färbung elastischer Fasern. Centralbl. f. allgem. Pathol. und pathol. Anat. Bd. 9.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX und X.

Fig. 1. Milz vom Murmelthier (Pikrinsublimatlösung, Färbung mit Pikronigrosin). M = Malpighi'sches Körperchen, cV = capillare Venen, gV = grössere Vene, P = Pulpastränge, T = Trabekel, A = kleine Arterie. Vergr. 60.

Fig. 2. Capillares Venennetz aus der Milz vom Hunde (Pikrinsublimatlösung, Färbung mit Orcein). CH = Capillarhülsen, T = Trabekel, A = kleinste Arterien, bei x fehlt eine nachweisbare Venenwand. Vergr. 120.

Fig. 3. Milz vom Menschen (Müller'sche Flüssigkeit, Färbung mit Orcein). *c V* = capillare Venen mit Blut gefüllt, *e F* = elastische Kreisfasern, *e H* = elastisches, die Venen begrenzendes Häutchen, dem die Kreisfasern aufsitzen, *E* = Endothelien der capillaren Venen, *P* = Pulpastränge. Vergr. 370.

Fig 4. Milz vom Murmelthier (Pikrinsublimatlösung, Färbung mit Orcein). *c V* = capillare Venen, *e F* = elastische Kreisfasern, *e H* = elastisches Häutchen, *E* = Endothelien, *P* = Pulpastränge, *A* = kleine Arterien, noch umgeben von elastischen Fasern der mit Leukocyten infiltrirten Adventitia. Vergr. 370.

Fig. 5. Abgerissenes Wandungsstück einer capillaren Milzvene von Macacus rhesus (Pikrinsublimatlösung, Färbung mit Orcein). *e F* = elastische Kreisfasern, *e H* = elastisches Häutchen. Vergr. 1040.

Fig. 6. Infiltrirte Arterienscheide aus der Milz vom Murmelthier (Pikrinsublimatlösung, Färbung mit Orcein). *A* = Arterie, *E* = elastisches Fasernetz der Adventitia, *T* = Trabekel. Vergr. 120.

Fig. 7. Theil eines Malpighi'schen Körperchens aus der menschlichen Milz (Müller'sche Flüssigkeit, Färbung nach Weigert). *A* = Arterien des Malpighi'schen Körperchens mit scharf hervortretender Elastica interna = *E i*, und deutlicher Media = *M*, *e F* = elastisches Netz, *T* = Trabekel, *V* = grössere Vene auf einer Seite der Wandung Querschnitte von Kreisfasern, auf der anderen ein spärliches, vom Trabekel ausstrahlendes, elastisches Netz zeigend. Vergr. 120.

Fig. 8. Malpighi'sches Körperchen aus der Milz vom Murmelthier (Pikrinsublimatlösung, Färbung mit Orcein), den Uebergang einer infiltrirten Arterienscheide = *i A* in das Körperchen zeigend. *A* = Arterien, *T* = Trabekel, *c V* = capillare Venen. Vergröss. 120.

Fig. 9. Arterienlängsschnitt aus der Pferdemilz (Pikrinsublimatlösung, Färbung nach Weigert). *T* = Trabekularscheide mit stark geschlängelten, feineren, elastischen Fasern. *A* = Adventitia mit stark geschlängelten, meist gröberen elastischen Fasern und Häutchen, *M* = Media mit quergetroffenem, die glatten Muskelfasern umhüllendem, elastischem Wabenwerk, *E i* = Elastica interna. Vergr. 170.

Fig. 10. Kleine Arterie aus der Hundemilz (Pikrinsublimatlösung, Färbung mit Orcein). *e A* = elastische Fasern der mit Leukocyten infiltrirten Adventitia, *M* = Muskelfaserquerschnitte der Media, umgeben von dunkelgefärbter, elastischer Substanz. Bei M_1 Muskelfasern längsgetroffen, *E i* = Elastica interna. Vergr. 300.

Fig. 11. Kleinste Arterie aus der Igelmilz (Pikrinsäure, Färbung mit Orcein). Die Wandung besteht scheinbar nur aus Muskelfasern

= *M*, die allseitig von elastischen Häutchen eingefasst erscheinen. *C* = Capillarhülsen. Vergr. 400.

Fig. 12. Quergetroffener Balken aus der Milz des Murmelthiers (Pikrinsäuresublimatlösung, Färbung nach Weigert) mit elastischem Wabenwerk, das die Muskelfasern einschliesst. Bei *K* Kerne von quergetroffenen Muskelfasern. Vergr. 400.

Fig. 13. Schrägschnitt durch die Elastica interna einer Mesenterialarterie von Cacharias glaucus (Pikrinsäuresublimatlösung, Färbung nach Weigert). Vergr. 750.

Ueber das erste Auftreten der bilateralen Symmetrie im Verlauf der Entwicklung.

Von

Oskar Schultze.

Hierzu Tafel XI und XII und 2 Textfiguren.

Die Frage, wie weit die ersten Spuren der Organanlagen sowie allgemeine Bauverhältnisse zurück verfolgt werden können, hat sowohl für den Neo-Evolutionisten als auch für den Epigenetiker besonderes Interesse. Für jenen, da es ja sein Bestreben ist, gleichsam die Keime der späteren Mannigfaltigkeit bereits im Ei nachzuweisen, für diesen, da auch er alle Thatsachen der ersten Entwicklung mit seiner Auffassung in Einklang zu bringen bestrebt sein muss. Eine von den Vertretern der beiden Richtungen in den letzten Jahren vielfach besprochene Frage ist die von der Zeit des Sichtbarwerdens des bilateral-symmetrischen Aufbaues des Körpers oder mit anderen Worten die Frage nach der Zeit des ersten Auftretens der Medianebene des bilateralen Thieres. Man hat die Frage theils experimentell, theils morphologisch zu entscheiden gesucht und sich besonders der Eier der Amphibien, bekanntlich geradezu experimenteller Kleinodien, bedient.

Nachdem schon Newport im Jahre 1854 angegeben hatte, dass bei dem Ei des Frosches die erste Theilungsebene mit der

Medianebene des späteren Thieres zusammenfalle, haben später (1883) Pflüger und Roux, der verdienstvolle Förderer experimenteller Bestrebungen, fast gleichzeitig auf Grund experimenteller Beobachtung den Satz ausgesprochen, dass durch die erste Theilung die Eizelle in zwei der späteren rechten und linken Körperhälfte entsprechende Hälften zerlegt werde. Eine Constanz ergab sich jedoch schon aus den Angaben dieser Autoren nicht, und eine Reihe weiterer Untersucher dieser Frage haben an den Eiern des Frosches und anderer Amphibien den vornehmlich von Roux immer wieder vertretenen Satz von der Bestimmung der Medianebene des Embryo durch die erste Furche theils bestätigt, theils als unrichtig hingestellt. Kopsch[1]) fand bei genauer Befolgung der Roux'schen Vorschriften Abweichungen der Medianebene von der ersten Furchungsebene bis zu 45°. Auch O. Hertwig[2]) konnte sich nicht von dem Zusammenfallen der betreffenden Ebenen überzeugen. Nach Jordan und Eyclesheymer[3]) fällt die erste Furche oft mit der Medianebene zusammen, oft auch nicht. Bei den Tritonen fanden v. Ebner[4]) und Jordan[5]) sehr häufig die erste Theilungsebene rechtwinkelig zur Symmetrieebene gelagert, doch schien kein Gesetz zu bestehen.

Unter solchen Umständen ist es verständlich, wenn Sobotta[6]) in seinem kritischen Referat über die Furchung des Wirbelthiereies sagt: „Die meisten Beobachtungen sind der Roux'schen Auffassung bisher nicht gerade günstig."

Hier erlaube ich mir nun zunächst in Erinnerung zu bringen, dass ich schon im Jahre 1887[7]) die Angabe des Zusammenfallens der Medianebene und der ersten Furche für Rana bestätigt habe. Auch sagte ich dort: „Auch in den sich anschliessenden Furchungsstadien ist es nicht schwer, sich über die Hauptebenen des künftigen Thieres an den möglichst aus ihren Hüllen befreiten und

---

1) Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Basel. 1895.

2) Archiv f. mikr. Anat. Bd. 42. 1894.

3) Journal of Morphology Vol. IX. 1894.

4) Festschrift für A. Rollet. Jena 1893.

5) Journal of Morphology Vol. VIII. 1893.

6) Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, von Merkel und Bonnet. 1897.

7) In der Festschrift zur Feier des 70jähr. Geburtstages von A. v. Kölliker.

unter der Lupe betrachteten Eiern zu orientiren; es grenzen nämlich an eine bestimmte Stelle des Pigmentrandes von obenher kleinere Zellen, als an die genau gegenüberliegende Stelle desselben. Erstere bezeichnet bei Ruhelage des Eies den höchsten, letztere den tiefsten Punkt der hellen Kalotte.“ Erstere entspricht aber der Anlagestelle des Urmundes. Etwas ausführlichere Worte habe ich derselben Frage 1894 gewidmet[1]; es erscheint jedoch zweckmässig, noch ausführlicher zu sein, um das klar zu legen, was ich im folgenden beabsichtige.

Ich bin also vollkommen für die Pflüger-Roux'sche Auffassung des Zusammenfallens von erster Theilungsebene und Medianebene bei Rana eingetreten und werde meine Beobachtungen in einem ersten Theil des folgenden Aufsatzes ausführlicher auf Grund von alten und neuen Erfahrungen mittheilen. In einem zweiten Theil habe ich dann diese Befunde mit den an dem gleichen Objekt von anderen Autoren gewonnenen zu vergleichen. Der dritte Theil soll entscheiden, ob ein Naturgesetz besteht, nach welchem die Medianebene des thierischen Embryo durch die erste Furchungsebene des Eies bedingt wird. In einem vierten Theil soll die Frage behandelt werden, wann überhaupt die Medianebene des Embryo erkennbar wird.

I.

Die bilaterale Symmetrie des Eies von Rana fusca von der Zeit nach der Befruchtung bis zum Auftreten des Urmundes.

Nachdem meine oben angeführten kurzen Angaben über das in der Ueberschrift genannte Thema — offenbar wegen ihrer Kürze und weil sie nur bei aufmerksamem Studium des Furchungsprozesses bestätigt werden können, — sozusagen unbeachtet geblieben sind, muss ich hier etwas ausführlicher werden. Dass es sich bei der äusseren Betrachtung des lebenden Eies um eine nicht sogleich sichtbare Struktur handelt, geht ja schon daraus hervor, dass diese Struktur seit der Entdeckung des Furchungsprozesses an unserem Objekt durch Prévost und Dumas im Jahre 1824 unbemerkt blieb, obwohl man gewiss in jedem Jahr die durch ihre Schönheit reizvollen Eier während der Furchung irgendwo betrachtet hat.

1) Archiv für Entwicklungsmech. I. Bd. 1894.

Methode.

Will man die an dem lebenden Ei sichtbaren Verhältnisse bildlich naturgetreu darstellen, so ist es ganz unmöglich, das lebende Ei zur Zeichnung zu benutzen, da es sich darum handelt, das Ei in einem bestimmten Moment der Entwicklung und in ganz bestimmter Lage, z. B. von unten und von bestimmten Seiten, zu zeichnen. Die Eier drehen sich aber bekanntlich in der nach der Befruchtung ausgestossenen Perivitellinflüssigkeit immer wieder ihrer Schwere entsprechend in die stabile Gleichgewichtslage zurück. Die Eier müssen also unter völliger Erhaltung des normalen Reliefs und der normalen Pigmentirung conservirt werden. Nachdem ich im Laufe der Jahre viele — wohl alle — für diesen Zweck gebräuchlichen Fixirungsmittel angewandt habe, bin ich erst in diesem Jahre vollkommen befriedigt worden. Ich übertrage die Eier, nach Entfernung der Gallerthülle mit der Scheere bis auf die die Dotterhaut umgebende innerste Gallertschicht[1]), in $2^0/_0$ wässerige Formalinlösung von 75 bis höchstens 80° C. für 5 Minuten. Sie sterben momentan ab, und, wie bei der älteren Fixirungsmethode in heissem Wasser, hebt sich die auf dem Ei zurückbleibende Hülle so weit von dem Ei ab, dass dieses aus der Kapsel mit Nadeln leicht heraus geholt werden kann. Das Perivitellin wird bei dieser Methode leicht weisslich getrübt. Das Oberflächenrelief ist bis in das feinste Detail, wie in der Natur, conservirt, z. B. erhält man völlig natürliche Bilder des zierlichen Faltenkranzes bei den ersten Furchen. Die Eier eignen sich durch ihre lederähnliche und doch nicht harte, dabei elastische Consistenz ausgezeichnet zur Präparation unter der Lupe und es ist ein Vergnügen, die Keimblätter zu entfalten und eine Menge Dinge präparatorisch unter starker Lupe darzustellen, die man vordem nur an Schnitten gesehen. Vorzüglich eignet sich die Methode auch zur Conservirung aller noch in der Hülle befindlichen, sonst oft sehr empfindlichen und intakt schwer zu conservirenden Missbildungen. Bis die Eier zur weiteren Untersuchung kommen, bleiben sie in $2^0/_0$ Formalinlösung in der schützenden Hülle. Sie behalten hierin monatelang ihre auch für die Schnittmethode ideale Con-

1) Ueber die Hüllen der Eier von Rana fusca s. meine Arbeit in Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 45.

sistenz. Zur Einbettung empfehle ich: Aus der Formalinlösung in Alkohol von 70°/₀ und 95°/₀, dann in Bergamottöl je mindestens 2 Stunden. Darauf je 10 Minuten in einmal gewechseltes Paraffin zur definitiven Einbettung.

Wenn erwünscht, können morgens abgetödtete Eier am Abend desselben Tages geschnitten auf dem Objektträger in Lack liegen. Die natürliche Färbung des Eies liess in unserem Falle Färbung überflüssig, sogar störend erscheinen. Wie weit diese Formalinconservirung für andere dotterreiche Eier sich eignet, habe ich noch nicht erprobt.

Die Abbildungen auf Tafel XI, auf die ich mich im folgenden beziehe, sind nach Eiern gezeichnet, welche mit der Formalinmethode conservirt und in der Flüssigkeit, auf einigen Wattefasern in der gewünschten Lage liegend, gehalten wurden.

1. Die bilaterale Symmetrie bei äusserer Betrachtung des Eies.

Zwei bis drei Stunden nach der Befruchtung zu der Zeit, wann in dem auf dem oberen Eipol angesammelten Perivitellin die beiden Richtungskörper an jedem Ei gesehen werden können, hat das helle Feld an einer Seite sich durch Bildung eines grauen Saumes vergrössert. Er ist zuerst von Roux gesehen worden und war der Grund einer verschiedenen Auffassung von Roux und mir bezüglich der Richtung der Eiaxe, die sich später aufgeklärt hat. Dieser graue Saum geht bald ganz in dem hellen Feld auf, sodass dieses nun vergrössert erscheint. Bei der vertikalen Stellung der Eiaxe liegt vor dem Auftreten dieses Saumes die Grenzlinie des hellen Feldes gegen den dunklen Theil des Eies horizontal, nachher aber erscheint der nun vergrösserte Pigmentrand — eben jene Grenzlinie — schief gelagert und zwar so, dass der höchste Punkt dieses Randes der Stelle der grössten Breite des halbmondförmigen Saumes entspricht. Für den Leser genügt es jetzt festzuhalten, dass der kreisförmige Pigmentrand des Eies von Rana fusca vor dem Auftreten der ersten Theilung derart gegen die Horizontale geneigt ist, dass der höchste Punkt des Pigmentrandes nahe unter dem Aequator liegt oder diesen erreicht; der tiefste Punkt des Pigmentrandes liegt genau gegenüber und ca. 45° tiefer. Bei dieser Normal-

stellung des Eies gibt es natürlich nur eine Ebene, welche das Ei symmetrisch theilt, d. i. diejenige, welche die Pole des Eies und gleichzeitig den höchsten und tiefsten Punkt des Pigmentrandes enthält. Diese Ebene ist aber auch an dem beliebig gelagerten Ei, z. B. bei Drehung des Eies unter der Lupe, zu erkennen, da jener graue Saum durch die Farbe von dem ursprünglichen hellen Felde zu unterscheiden ist und nur durch jene einzige Ebene symmetrisch getheilt wird. Schon Roux hat angegeben, dass der graue Saum symmetrisch zum Befruchtungsmeridian (s. u.) orientirt ist.

Bei Rana esculenta verhält sich die Sache, wie Roux gezeigt hat, insofern anders, als hier die Eiaxe von vorn herein schief steht und bei Betrachtung des Eies von oben der höchste Punkt des Pigmentrandes über dem Aequator sichtbar wird. Auch das unbefruchtete Ei von Rana esculenta zeigt schon Schiefstellung der Eiaxe. Doch sagt Roux, dass er bewiesen hat, dass das Ei von Rana esculenta die typische Schiefstellung erst nach der Befruchtung durch Umordnung der Eisubstanz gewinnt. Ich sage, dass Roux das nie und nimmer bewiesen hat[1]) und rechne nach wie vor auch für Rana mit der Möglichkeit, dass, wie in anderen Fällen, bereits das unbefruchtete Ei den späteren bilateral-symmetrischen, uns unbekannten Bau besitzt. — Schon aus Roux's Angaben geht hervor, und ich stimme damit überein:

Die nach völliger Ausbildung des grauen Saumes an dem Ei von Rana fusca vor Beginn der Furchung erkennbare einzige Symmetrieebene fällt, wie leicht zu sehen ist, in der weitaus grössten Mehrzahl der Fälle mit der ersten Theilungsebene zusammen. In Abb. 1 und 2 ist dasselbe Ei in Normalstellung von zwei Seiten dargestellt um die Zeit, wenn die erste Furche noch nicht auf die untere Eihälfte übergegangen ist. Während in der Abbildung 1 nur ein kleiner Theil des hellen Feldes sichtbar ist, zeigt das Ei in der Ansicht von der gegenüberliegenden Seite eine stärkere Ausdehnung des pigmentfreien Theiles nach oben. Hier ist der hellere Theil des Eies durch den eine Aufhellung bedingenden grauen

---

1) s. auch Biolog. Centralblatt VII S. 579.

Saum bedeutend nach oben vergrössert worden. Eine scharfe Grenze des ursprünglich hellen Feldes existirt aber hier nicht mehr. Die erste Furche hat hier in diesem Augenblick, was durchaus typisch ist, das helle Feld nahezu erreicht; auf der gegenüberliegenden Seite aber (Abb. 1) ist sie noch weit davon entfernt. In dem letzteren Fall ist das Ei von vorn gesehen, in dem ersteren (Abb. 2) von hinten, denn die Anlagestelle des über die Eioberfläche keine Verschiebung erfahrenden Urmundes entspricht, wie die weiter unten mitgetheilte Schnittuntersuchung der Eier beweist, dem sich immer gleich bleibenden höchsten Theil des hellen Feldes und fällt in die Ebene der ersten Theilung unterhalb des unteren Endes der noch nicht auf den hellen Eiabschnitt übergegangenen ersten Furche.

Um die beschriebenen für das Verständniss aller weiteren Thatsachen wichtigen Verhältnisse noch deutlicher zu machen, verweise ich auf die nebenstehende schematische Abbildung A. Das Ei ist in Seitenansicht gedacht zu der Zeit kurz vor Auftreten der ersten Furche. Mit doppelter Schraffirung ist der dunkel pigmentirte Theil des Eies bezeichnet, der graue Saum ist einfach schraffirt, das ursprüngliche helle Feld ist weiss geblieben. Die Linie *ab* bezeichnet also den ursprünglichen, die Linie *ac* den definitiven Pigmentrand. Dabei ist zu bedenken, dass scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Abschnitten nicht existiren. Eine verschwommene Grenze des grauen halbmondförmigen Saumes gegen das helle Feld erhält sich verschieden lang; während der ersten Theilungen verschwindet sie vollständig, dann ist ein einheitliches, nun also vergrössertes helles Feld vorhanden.

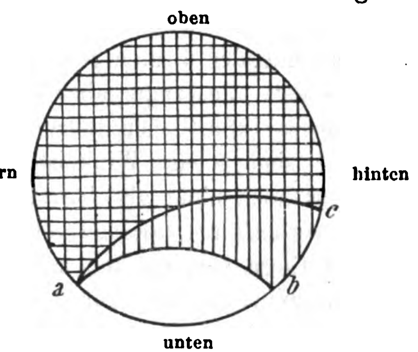


Abb. A.

Wenn nun auch das Zusammenfallen der ersten Theilungsebene mit der Symmetrieebene des noch nicht getheilten Eies als Regel zu betrachten ist, so ist es doch von grosser Wichtigkeit für weitere Schlüsse, dass mannigfache Abweichungen vorkommen. In jeder Brut kann man Eier finden, bei welchen die beiden in Rede stehenden Ebenen

mehr oder weniger grosse Winkel miteinander bilden. Man vergleiche die schematische Abbildung B. Das Ei ist in der Ansicht von unten gedacht. Das ursprüngliche helle Feld ist weiss, der graue Saum einfach schraffirt, der dunkle Theil des Eies ist doppelt schraffirt. Die Linie *NN* bezeichnet die normale erste Furche, die mit der Symmetrieebene des ungefurchten Eies zusammenfällt und durch den höchsten Punkt des Pigmentrandes, d. i. die spätere Anlagestelle des Urmundes, geht.

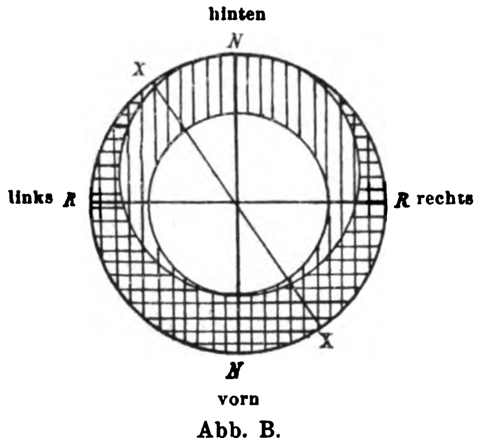


Abb. B.

Die Linie *XX* dagegen stellt den bei ganz frisch zur Befruchtung kommenden Bruten seltenen Fall der Winkelstellung beider Ebenen dar. Je länger aber die Eier im Uterus verweilen, bevor sie zur künstlichen Befruchtung verwendet werden, um so häufiger sind solche Winkelstellungen. Solche Eier sind aber durchaus noch nicht als überreif zu bezeichnen. Die weitere Furchung verläuft normal, und völlig normale Embryonen gehen aus solchen Eiern hervor. Ich unterscheide solche Eier deshalb von den **überreifen** Eiern mit atypischer Furchung als **stark reife** Eier. Bei diesen sowohl als bei manchen Eiern ganz normaler frischer Bruten geht die Abweichung der beiden Ebenen gelegentlich so weit, dass sie einen rechten Winkel miteinander bilden (s. Abb. B, *RR*). Dieser Fall ist auf Tafel XI, Abb. 3 dargestellt. Die hintere, zugleich in der Ansicht von unten hellere Seite des Eies ist nach dem oberen Tafelrand gerichtet. Das helle Feld war hier sehr klein und von dem später aufgetretenen Grau noch deutlich zu unterscheiden. Hier ist also durch die erste Furche eine vordere von einer hinteren Hälfte getrennt, und zugleich ist zu bemerken, dass in diesem Falle die hintere Zelle etwas kleiner war, als die vordere, wie das dem von **Roux** für Rana esculenta aufgestellten Furchungsschema entspricht. In einem Falle beobachtete ich eine Brut, in der ca. $^1/_3$ der untersuchten Eier neben zahlreichen Winkelstellungen der 1. Furche sehr häufig das in

Abb. 3 dargestellte Verhalten darboten. Das sind die Fälle von denen Roux sagt, „die zweite Furche ist zuerst aufgetreten“.

Wir lernen also aus dem Studium zahlreicher Bruten: Die vor der 1. Theilung an dem befruchteten Ei vorhandene Symmetrieebene fällt in der Regel bei Eiern, die nach kürzestem Verweilen im Uterus zur Befruchtung kommen, mit der ersten Theilungsebene und der Medianebene zusammen. Je mehr aber die Eier sich dem überreifen Zustande nähern, um so häufiger treten Winkelstellungen der beiden Ebenen ein, ohne dass aber hierdurch die weiteren Theilungsebenen des Eies und die weitere Entwicklung irgendwie von der normalen abweicht. Die durch die eigenartige einseitige Pigmentaufhellung sichtbar gewordene bilaterale Symmetrie des ungefurchten Eies ist also noch nicht derart fest normirt, dass die erste Furchungsspindel sich unbedingt senkrecht zu ihr einstellen muss. Die Spindel kann vielmehr bei vorgeschrittenem Reifezustand des Eies alle Winkel zwischen 0° und 90° mit der Symmetrieebene bilden, und entsprechende Winkelstellungen zeigt die senkrecht zur Spindel stehende erste Theilungsebene. Da an den meisten Eiern die beiden Ebenen zusammenfallen, an anderen aber die Abweichungen auftreten, so sind die Winkelstellungen beider Ebenen als Varietäten zu bezeichnen. Die Eier mit solchen Abweichungen erzeugen aber normale Morulae, Gastrulae und Embryonen. Es besteht also zweifellos in der Norm ein gewisses Abhängigkeitsverhältniss der ersten Theilungsebene von der Symmetrieebene des ungefurchten Eies. Dieses ist aber ein ganz lockeres und nicht derart bedeutungsvoll, dass die Störung desselben zu abnormer Entwicklung oder gar zum Stillstand derselben führt, wie das der Fall sein müsste, wenn ein innerer und zwingender Zusammenhang zwischen Symmetrieebene und erster Furche bestände.

Fortfahrend in der äusseren Betrachtung der Eier kommen wir zu dem Stadium der Viertheilung. Schon aus dem bei der ersten Theilung Gesagten ergiebt sich, dass die vertical zur ersten verlaufende zweite Furche im Bereich der hellen Hemisphäre die erste Furche nicht in der Mitte des definitiven hellen Feldes,

sondern excentrisch in demselben schneiden muss. Das sieht man aus der Tafel XI, Abb. 4, wo, wie in Abb. 3 ein Ei in der Ansicht von unten dargestellt ist und die Stelle der aufgetretenen Vergrösserung des hellen Feldes nach dem oberen Tafelrand gerichtet ist. Die Abbildungen 5 und 6 stellen dasselbe Ei (wie Abb. 4) in der Ansicht von vorn (5) und von hinten dar (6). In der Ansicht von hinten läuft entweder, wie in dem gezeichneten Fall, der Pigmentrand nach oben ganz allmählich aus, oder es ist, indem bei der Bildung der 3. Furche — der ersten Aequatorialfurche — der Pigmentrand in die Aequatorialfurche einbezogen wird, ein scharfer Gegensatz von pigmentirten kleineren oberen Zellen und hellen grösseren unteren entstanden. In anderen Fällen greift das definitive helle Feld von dieser Seite soweit nach oben über, dass die an die erste Furche anstossenden untersten Randtheile der oberen kleinen Zellen noch grauweiss erscheinen. Nicht selten, aber in Ausnahmefällen — manchmal an sehr vielen Eiern einer Brut von Rana fusca — beobachten wir das in 7 und 8 dargestellte Verhalten. In diesem Falle ist die zweite Furche schon excentrisch nach der späteren caudalen Seite hin verlaufen, und dadurch kommt es, dass nun, dem von Roux für Rana esculenta aufgestellten Schema entsprechend, zwei hintere kleinere obere und zwei vordere grössere obere Zellen unterschieden werden können. Das zeigt am deutlichsten die Ansicht des Eies von der rechten Seite her in Abb. 8. Man sieht hier also die kleinere rechte hintere obere und die grössere rechte vordere obere Zelle in der Seitenansicht. Abbildung 7 dagegen zeigt das Ei von hinten, wobei am oberen Rande der kleineren oberen Zellen noch ein Saum der grösseren oberen Zellen erscheint. Die zweite Furche hatte in dem Ei mit der ersten Aequatorialfurche eine Brechungsfurche gebildet (s. Abb. 8), wodurch der sonst existirende, dem Verhalten der oberen Zellen entsprechende Grössenunterschied zwischen den hinteren unteren und den vorderen unteren Zellen nicht mehr hervortrat.

Im weiteren Verlaufe der Furchung fällt es bei genauer Untersuchung nicht schwer, eine gesetzmässige Symmetrie in dem Verhalten der Zellen zu beiden Seiten der durch den höchsten Punkt des Pigmentrandes und die Eiaxe gegebenen Ebene festzustellen. Schon eine einfache Ueberlegung ergiebt, dass die gewöhnliche Auffassung der inaequalen Furchung bei Rana für das Morulastadium nicht

richtig sein kann. Uebrigens bin ich nicht von dieser Ueberlegung ausgegangen, da mir vorher das thatsächliche Verhalten auffiel. Wenn es richtig ist, dass, wie bisher angenommen, die Zellen der in Normalstellung ruhenden Morula von oben nach unten in horizontalen Ebenen abnehmen, so können die grössten Zellen infolge der gegen den Horizont geneigten Lage des Pigmentrandes nicht in dem Centrum des hellen Feldes liegen, sondern sie müssen sich da finden, wo der tiefste — excentrische — Punkt des hellen Feldes und des Eies überhaupt liegt. In diesem Punkt liegt der Schnittpunkt der beiden ersten Furchen (s. Abb. 4), und um diesen excentrisch in dem hellen Feld gelegenen Punkt sind die grössten Zellen der Morula gruppirt. Da es nun ganz richtig ist, dass im allgemeinen die Zellen an Grösse von oben nach unten zunehmen, so ist es klar, dass an dem tiefsten Punkt des Pigmentrandes, der nur in der Ansicht des Eies von vorn sichtbar ist (vergl. Schema Abb. *A* S. 177 und Abb. 8 Tafel XI) grössere Zellen oben und unten angrenzen werden, als an den nur in der Ansicht von hinten sichtbaren höchsten Punkt des hellen Feldes. Diese Thatsache ist sofort an den genauen Abbildungen 9 und 10 zu erkennen. Hier ist dasselbe Ei in der Vorderansicht (Abb. 9) und in der Hinteransicht (Abb. 10) von einem unbefangenen Zeichner genau dargestellt.

Das geschilderte Verhalten wird auch leicht aus der Untersuchung eines Eies des Morulastadiums in der Ansicht von unten herausgefunden. Ein solches ist in Abb. 11 wiedergegeben in gleicher Orientirung wie Abb. 4.

Die genauere Untersuchung der Morula ergiebt aber noch eine weitere Abweichung von der bisherigen schematischen Auffassung. Bei Normalstellung des Eies steht die Eiaxe — d. i. die Verbindungslinie von schwarzem Pol und der Mitte des ursprünglichen hellen Feldes — senkrecht und fällt mit der Furchungsaxe — d. i. mit der Schnittlinie der beiden ersten Furchungsebenen — zusammen. Wenn es richtig wäre, dass die Grösse der Zellen in der Richtung der Parallelkreise von oben nach unten gleichzeitig abnähme, so müssten auf allen gegenüberliegenden Punkten irgend eines Parallelkreises immer gleich grosse Zellen liegen. Das ist nicht der Fall. In Abb. 9 und 10 steht die Eiaxe senkrecht zum längeren Tafelrand. Man sieht sofort, dass in der Ansicht von vorn (Abb. 9) auf dem am weitesten

nach vorn gelegenen Punkt des Aequators des Eies die Zellen doppelt so gross sind, als auf dem entsprechenden hintersten Punkt des Aequators in der Ansicht des Eies von hinten. Dasselbe Verhalten kann man aus Abb. 11 erkennen, wo der Aequator des Eies mit dem Aussenrand der Abbildung zusammenfällt Es ergiebt sich also: Auf ein und demselben Parallelkreise nimmt die Grösse der Zellen von der hinteren Seite des Eies nach der vorderen continuirlich zu. Die kleinsten Zellen liegen also bei der Morula auf der hinteren Seite des Eies von dem oberen Pol bis zu dem höchsten Punkt des Pigmentrandes, d. h. über der Anlagestelle des Urmundes. Hier liegt das also auf dem Morulastadium der Lage nach schon erkennbare Material für die zuerst auftretenden Embryonalorgane, vor allem für das Centralnervensystem auf einem verhältnissmässig kleinen Raum zusammengedrängt.

Auch auf dem Blastulastadium bleibt die beschriebene bilaterale Symmetrie des Eies, wenn auch nur bei Benutzung ganz normaler und frisch zur Befruchtung kommender Eier, gut erkennbar. Da aber die pigmentirten Zellen nun allmählich zu klein werden, so ist zur Orientirung nur die untere helle Hälfte des Eies verwerthbar. Abb. 12 zeigt eine solche Blastula von unten in der gleichen Orientirung gezeichnet wie Abb. 11. Man erkennt ohne Mühe die bilateral-symmetrische Anordnung der Zellen. Die Symmetrieebene steht senkrecht auf der Tafel und den langen Tafelrändern.

Die äussere Untersuchung ergiebt: Bilaterale Anordnung der Eisubstanz ist bei Rana fusca von der Zeit kurz vor dem Auftreten der ersten Furche an erkennbar. Sie ist während des ganzen Verlaufes der Furchung vorhanden. Es wäre immerhin möglich, dass, wie Kopsch eingewendet hat[1]), trotz dieser Thatsache die Symmetrieebene bis zum Auftreten des Urmunds nicht dieselbe bleibt. Darum schneiden wir das Ei in der durch die äussere Betrachtung für jedes Stadium bis zur Urmundbildung gegebenen sagittalen und frontalen Richtung und blicken in sein Inneres — das hat bei obiger Methode keine Schwierigkeit und auch die Orientirung im warmen Paraffin in flacher Schale am

1) Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Basel. 1895.

besten in direktem Sonnenlicht gelingt, sobald man die Eier erst gut kennt.

2. Die bilaterale Symmetrie bei innerer Betrachtung des Eies mit Hülfe von Durchschnitten.

Der Schnitt in der Symmetrieebene kurz vor Auftreten der ersten Furche führt uns in der grössten Mehrzahl der Fälle, d. h. in der Norm, immer dasselbe Bild vor: Tafel XII Abb. 1. Die hintere Seite liegt im Bilde links. Die Pigmentrinde ist hier meist dünner als an der gegenüberliegenden. An dieser beginnt mit breiter Basis die von Van Bambeke als Bahn des eingetretenen Spermatozoons zuerst erkannte Pigmentstrasse. Ihr letztes Ende ist bei der betreffenden Schnittreihe grösstentheils in den nächstfolgenden Schnitt gelagert. Es handelt sich für uns jetzt darum, dass die Strasse in dem in angegebener Weise orientirten Medianschnitt durchaus typisch in besonders dunkel pigmentirtem Rindengebiet beginnt. Die Eintrittsstelle ist typisch genau diametral der späteren Anlagestelle des Urmundes, d. i. dem höchsten Punkt des Pigmentrandes gegenüber gelegen. Die betreffende Eiseite ist von Born und Roux bereits als Befruchtungsseite erkannt worden. Schneidet man nun frontal und beginnt an der hinteren Seite, sodass also die Gegend der sekundären Vergrösserung des hellen Feldes zuerst getroffen wird, so stösst man erst in der letzten Hälfte der Serie, wie leicht ersichtlich, auf die Pigmentstrasse. Jetzt erscheint sie anfangs quer getroffen ohne Zusammenhang mit der Rinde, bis schliesslich das Bild Tafel XII, Abb. 2 erscheint. Die Strasse liegt in oder dicht neben der Medianebene. Auch ergiebt sich, dass die breite Basis der Strasse in der Rinde des Eies, die auf dem Medianschnitt typisch ist, auf dem Frontalschnitt fehlt. Die Basis ist also nicht pyramidenförmig, sondern senkrecht zur Medianebene abgeplattet. Auf weitere Einzelheiten der Strasse hoffe ich in einer speciellen Arbeit zurückzukommen.

Entsprechende Bilder giebt uns das Ei zur Zeit der ersten Furche. In den Abbildungen 3 und 4 ist ein Sagittal- und ein Frontalschnitt durch Eier, deren erste Furche erst die Hälfte der Eiperipherie umgriffen hatte, abgebildet. Die Orientirung des ersteren ist wie in Abb. 1. Man sieht wieder die von der Sameneintrittsstelle ausgehende Pigmentstrasse in der ganzen Länge getroffen. Die Eintrittsstelle des Spermatozoon ist, wie gewöhn-

lich, diametral der späteren Urmundstelle gegenüber gelegen. Der Schnitt hat oben links in der Rinde einige Falten des Faltenkranzes quer getroffen. Der Frontalschnitt durch das Centrum eines Eies des gleichen Stadiums (Abb. 4) zeigt zunächst Theile der Tochterkerne, oben die tiefe Furche, die davon ausgehende schwach angedeutete Zellplatte in der Theilungsebene[1]). Das Pigment der Rinde und im Innern ist im Gegensatz zu Abb. 3 symmetrisch angeordnet. Die Pigmentstrasse ist natürlich nicht zu sehen. Der Leser wird gebeten, das Bild des durch den Mittelpunkt des Eies gegangenen Frontalschnittes der Abbildung 4 auf den Sagittalschnitt (Abb. 3) zu beziehen. Die Bilder sind auch in Bezug auf die bilateral symmetrische Pigmentvertheilung genau wie die Schnitte.

Die Pigmentstrasse erhält sich nun in Resten meist während der ganzen Furchung, ja bis in die Gastrulation hinein. Das war freilich erst nachweisbar, sobald ich die Eier nach dem äusseren Bilde sagittal zu orientiren und zu schneiden gelernt hatte. In Abb. 5 sehen wir einen Sagittalschnitt einer Morula. Die Orientirung, die immer genau auf dem Objektträger vermerkt wurde, ist dieselbe, wie bei den Abbildungen 1 und 3. Das Pigment der Rinde hat sich mehr nach innen in die Zellen vertheilt. Der Medianschnitt zeigt aber rechts noch — wieder genau gegenüber der späteren Urmundgegend — einen unverkennbaren Rest der Spermatozoonbahn (*sp.*). Gleichfalls unterliegt es bei Betrachtung des Medianschnittes der Abbildung 6 keinem Zweifel, dass wir rechts im Bereich des seitlichen Dachbezirkes der Furchungshöhle die grössere Pigmentanhäufung auf das nun mehr in die Zellen vertheilte Pigment beziehen dürfen, das vom Spermatozoon gleichsam an sich gezogen war. Das sind Bilder, die bei guter Orientirung allerdings nicht immer, aber fast regelmässig wiederkehren, denn die Vertheilung des anfangs angehäuften Pigments ist manchmal schon relativ früh so diffus, dass eine Beziehung auf die Spermatozoonstrasse nicht mehr angeht.

Wenn wir uns nun dem Ende der Blastula nähern, erhalten wir bei Medianschnitten Bilder wie in Abb. 7. Diese zeigt allerdings bereits den allerersten Beginn der Urmundbildung. Man

---

1) Die „Zellplatte" ist bei den Blastomeren von Rana constant zu finden, bevor eine äussere Furche vorhanden.

sieht immer noch die stärkere Pigmentirung an der ursprünglichen Eintrittsstelle des Spermatozoons gegenüber der Urmundanlage, und nun tritt constant noch ein weiteres Zeichen bilateraler Symmetrie auf: Die an der Sameneintrittsstelle gelegene Stelle des Daches der Blastulahöhle ist im Endstadium der Blastula constant viel dicker, als die gegenüberliegende. Schneidet man dieses Stadium frontal — Abbildung 8 —, so erscheint neben symmetrischer Pigmentvertheilung das Dach der Höhle beiderseits von der Medianlinie bis zu der Randzone in gleicher Höhe gleich dick. Also ergiebt sich: Die in der Regel genau diametral dem höchsten Punkt des Pigmentrandes gegenüberliegende Sameneintrittsstelle und die davon ausgehende Pigmentstrasse lassen sich bei innerer Betrachtung des Eies noch bis zur Zeit der Gastrulation nachweisen. Die Pigmentstrasse fällt in der Regel 1. in die vor Beginn der Furchung sichtbare Symmetrieebene, 2. in die durch die äussere Betrachtung des Eies nachweisbare Symmetrieebene der Morula und der Blastula und 3. in die Symmetrieebene der Gastrula, d. h. in die Medianebene des Frosches. Also findet während der Entwicklung in der Norm auch keine Verschiebung der drei genannten Ebenen statt und die Identität der vor der Furchung erkennbaren Symmetrieebene mit der Medianebene des Embryo ist morphologisch erwiesen.

II.

Warum fällt nun aber bei experimenteller Untersuchung die Medianebene des Froscheies oft nicht in die Ebene der ersten Theilung?

Wenn auch die Resultate von Pflüger und Roux die Auffassung des Zusammenfallens der ersten Theilungsebene und der Medianebene sehr begünstigten, so geht doch aus dem oben Gesagten (s. S. 172) hervor, dass spätere Untersucher sich nicht von der Thatsache des in der Regel stattfindenden Zusammenfallens überzeugen konnten. Wie erklärt sich das?

Zunächst ist zu bemerken, dass auch die morphologische Untersuchung lehrt, dass in vielen Fällen bei stark reifen Eiern die obige Regel nicht besteht, insofern die erste Furche nicht in die ursprüngliche Symmetrieebene fällt (s. o. S. 177). In diesen Fällen wissen wir nicht, ob die ursprüngliche Symmetrieebene oder die erste Furche zur Medianebene wird, oder ob die

letztere vielleicht überhaupt erst allmählich — bei schon bestehender Abweichung von der Regel — sich festlegt. In letzterer Hinsicht ist auch zu betonen, dass trotz in der Regel vorhandener bilateraler Symmetrie der Morula und Blastula auch hier einzelne Eier vorkommen, an denen man die beschriebene Grössen-Anordnung der Zellen nur sehr schwierig oder gar nicht findet, bei welchen also — wenigstens bei äusserer Betrachtung — die Medianebene entweder noch nicht oder nur mit Unsicherheit erkannt wird. Das lässt daran denken, dass die symmetrische Anordnung des Materials bei manchen Eiern während der Dotterzerklüftung erst allmählich erreicht oder wieder hergestellt wird. Doch hier kann nur genaue morphologische Untersuchung an reichlichem Material Entscheidung bringen.

Kopsch[1]) verfuhr bei der experimentellen Prüfung der Frage genau nach den Roux'schen Angaben und wandte ausserdem zur genauen Fixirung der jedesmaligen Bilder die Photographie an. Die Eier befanden sich nach mehr als einstündiger Quellung nicht in Zwangslage, konnten also Drehungen in den Hüllen ausführen, und solche wurden auch bemerkt. Die ausgeführte Controlle mit einer Definirlinie schützt nicht vor Uebersehen von Drehungen des Eies in den Hüllen. Auch ist die vorangegangene morphologische Bemerkung zu berücksichtigen, nach welcher es also für viele Fälle sehr möglich erscheint, dass die Medianebene nicht mit der ersten Theilungsebene identisch ist.

O. Hertwig[2]) suchte die Frage des Zusammenfallens der Medianebene mit der ersten Furche an Zwangslageneiern zu entscheiden. Die Eier waren zwischen Glasplatten gepresst. Da aber, wie ich bereits kurz mitgetheilt habe[3]) und in der folgenden Arbeit in diesem Archiv ausführlicher darstellen werde, auch die angeblichen Zwangslageneier bei Rana fusca trotz ihrer Abplattung in ihren Hüllen drehbar waren, so sind diese, wie alle eine absolute Zwangslage voraussetzenden Versuche, werthlos. Die vollständige Fixirung des Eies in Zwangslage ist mit der unbedingten Nothwendigkeit freier Entwicklung selbst bei so schwarzen Individuen, wie es die Eier von

1) l. c. p. 187.

2) Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Dies Archiv Bd. 42.

3) Verhandl. der anatomischen Gesellschaft in Gent. 1897.

Rana fusca sind, völlig unvereinbar. — Zwar stimme ich mit O. Hertwig trotz des von mir morphologisch nachgewiesenen regulären Zusammenfallens der beiden Ebenen dennoch insofern überein, als ich einen zwingenden ursächlichen Zusammenhang von erster Theilungsebene und Medianebene bei Rana nicht anerkenne. Die Begründung O. Hertwig's ist aber unzureichend.

III.

Ist Roux berechtigt, auf Grund der thatsächlich in der Norm bei Rana bestehenden Coincidenz der Spermatozoonbahn und der ersten Theilungsebene mit der Medianebene ein allgemein gültiges Naturgesetz aufzustellen?

Nach Roux ist das unbefruchtete Ei in der Richtung aller durch die Eiachse legbaren Meridianebenen gleich gebaut, und das Spermatozoon entscheidet, welche dieser Ebenen zur Medianebene wird.

Woher aber haben die parthenogenetisch erzeugten Individuen ihre Medianebene? Doch wir wollen wie Roux jetzt darüber garnicht nachdenken. Ich handle zunächst vom Amphibienei.

Es erscheint vielleicht manchem auffallend, dass ich nicht aus meinem morphologischen Nachweis in die Behauptung Roux's von der Bestimmung der Medianebene durch den Befruchtungsmeridian einstimme. Einfach deshalb: Mit der Bestimmung durch den Befruchtungsmeridian ist behauptet, dass am unbefruchteten Ei die Structur in allen Meridianebenen die gleiche sei. Das weiss Roux ebensowenig, wie irgend ein anderer, denn er hat es nicht bewiesen (s. S. 176). Er scheint auch in der That das Spermatozoon an einer anderen, als der von mir oben abgebildeten Sameneintrittsstelle in das Ei hineingejagt zu haben; es ist auch möglich — einen genauen, mich befriedigenden Beweis hierfür vermisse ich, wie O. Hertwig[1]), vollständig — dass nachher die erste Furche durch die von ihm gewählte Sameneintrittsstelle ging. Mit demselben Recht aber, mit dem er annimmt, eine vorher nicht vorhandene Struktur hervorgerufen zu haben,

---

1) Zeit- und Streitfragen der Biologie Heft 2. Mechanik und Biologie.

könnte ich, wenn ich einmal seine Experimente als gelungen voraussetze, annehmen, dass er eine vorhandene bilaterale aber sehr labile Struktur des unbefruchteten Eies zerstört hat. Doch ehe Roux seine Experimente nicht besser mit morphologischem Nachweis und Abbildungen combinirt hat, kommen wir auf diesem Weg überhaupt nicht weiter.

Schon Roux hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Sameneintrittsstelle und die Pigmentstrasse („Penetrationsbahn und Copulationsbahn") nicht immer in die Medianebene fallen und auch Michaelis[1]) hat dies hervorgehoben. Michaelis fand sogar nur ausnahmsweise Coincidenz. Geringe Abweichungen sind so häufig, dass ein genaues Zusammenfallen als selten bezeichnet werden kann. Häufig aber sind auch grössere Abweichungen. Diese erklärt Roux, um seinem „Wirkungsgesetz" die Gültigkeit zu sichern, als durch störende Komponenten verursacht. Der von ihm angeführte derartige Komponent ist Zwangslage bei der Befruchtung oder bei längerem Verweilen im Uterus, durch welche Substanzumlagerungen in dem Dotter entstehen sollen. Für meine künstlich befruchteten Eier fällt dieser Einwand von vorneherein weg, da ich die Eier im vorliegenden Falle immer sofort ganz mit samenhaltigem Wasser bedecke und sorge, dass sie bedeckt bleiben. Dass ferner unbefruchtete Eier im Uterus bei längerem Verweilen durch die Schwere Umlagerungen ihrer Dottersubstanzen erfahren, ist nirgends bewiesen. Auch R. Fick[2]) gegenüber wird die Zwangslage von Roux an den Haaren herbeigezogen, obgleich davon keine Rede war, wie ich selbst bezeugen kann, da ich die Arbeit entstehen sah. Aber auch wenn die Beschreibung von Fick für zwanglos entwickelte Eier zuträfe, sagt Roux, dann könnte dies die bei Rana constatirte Thatsache nicht umstossen. Sehr richtig, dann verliert aber auch die Thatsache bei Rana jegliche Berechtigung auf die übliche Posaunenbegleitung. Sie ist, wie viele andere der von Roux festgelegten „Grundsteine", nur ein bald wieder verpuffender Raketenspuk. Im übrigen ist es eine Zumuthung an den trotz vielleicht redlicher Mühe vergeblich nach Befriedigung suchenden, thatsachendurstigen Leser hier weiter zu diskutiren. Wir halten es nicht für richtig,

1) Zur Richtungsbestimmung der ersten Furche des Eies. Inaug.-Dissertation. Berlin 1897.

2) Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie Bd. 56, Heft 4.

Mikrotom und Mikroskop zur Seite zu stellen, um uns, wie der Hallenser Anatom, am Schreibtisch in embryophilosophische Spekulationen zu verklausuliren.

Roux hat nun sein Gesetz von der Bestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die erste Furchungsebene ohne weiteres verallgemeinert[1]). Hierzu fehlt aber nicht nur an und für sich jegliche Berechtigung, sondern die Thatsachen sprechen direkt dagegen.

Zunächst ist zu bemerken, dass E. van Beneden und Ch. Julin im Jahre 1884 an den Eiern der Ascidie Clavelina[2]) nachgewiesen haben, dass das Ei während der Furchung eine deutliche bilaterale Symmetrie zeigt, und dass die mit der ersten Furche zusammenfallende Symmetrieebene zugleich die Medianebene des Thieres wird. Die zweite Furche trennt das Material zur vorderen und zur hinteren Hälfte des Embryo und theilt die beiden ersten Blastomeren in je zwei ungleiche Zellen, von denen die beiden kleineren dem hinteren Ende der Larve entsprechen. Seeliger[3]) bestätigte die Zurückverfolgung der Medianebene bis auf die erste Theilungsebene. Nach E. B. Wilson[4]) ist auch bei Amphioxus meist die Furchung bilateral-symmetrisch zur ersten Furchungsebene.

Die letztgenannten Fälle könnten also dem Roux-schen Gesetz günstig sein, soweit es sich um Bestimmung der Medianebene durch die erste Furche handelt — von einer Beziehung des Befruchtungsmeridianes zur ersten Theilungsebene ist in allen diesen Fällen aber nichts bekannt.

Nun aber kommen andere Fälle.

Im Jahre 1876 hat C. Rabl[5]) eine genaue Beschreibung der Furchung des Eies von Unio pictorum gegeben. Aus seiner Darstellung und aus seinen Abbildungen ergiebt sich, dass die erste Furche eine vordere kleinere von einer hinteren grösseren Zelle trennt und also quer zur späteren Medianebene liegt.

1) S. z. B. Einleitung zum Archiv f. Entwicklungsmech. 1894 S. 18.

2) La segmentation chez la Ascidiens. Bulletin de l'Académie royale de Belgique 1894.

3) Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jena 1885.

4) Anatomischer Anzeiger 1892 S. 736.

5) Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. Bd. X.



Desgleichen ergiebt sich aus den Untersuchungen von E. B. Wilson[1]), dass bei dem Nematoden Nereis die erste Furche quer zur Medianebene der Trochophora verläuft.

Am Ende wird aber hier der Einwand gemacht, da sei ja doch die zweite Furche zuerst aufgetreten.

Es folgen weitere Fälle, wo die Medianebene typisch in einem Winkel von 45° zur ersten Theilungsebene steht. In dieser Beziehung wiederhole ich nur das auf der Anatomenversammlung in Tübingen Gesagte: „Aus den Angaben von Rabl[2]) über die Furchung der Tellerschnecke geht hervor, dass hier die spätere Medianebene mit den beiden ersten Furchungsebenen Winkel von 45° bildet". Hiermit stimmen die Angaben von Blochmann[3]) über Neritina fluviatilis überein. Ebenso die von Kofoid[4]) bei Limax. Dass die erste Furche bei Planorbis nicht der Medianebene entsprechen kann, ergibt sich aus der Thatsache, dass von den beiden ersten Zellen die eine nur Material für Ekto- und Entoblast, die andere aber für alle drei Blätter enthält. Derartige bestimmte Beziehungen der ersten Zellen zu den Keimblättern sind ja auch von anderen Fällen bekannt; so z. B. von Ascaris megalocephala nach O. zur Strassen[5]). Hier führt die erste Theilung zur Erzeugung von zwei nicht ganz gleich grossen Zellen, von denen die grössere ausschliesslich Ektoblast bildet, die kleinere dagegen einen Theil des Ektoblast, den Mesoblast, den Verdauungstractus und die Geschlechtsanlage. Wie soll da die erste Theilung die Medianebene bestimmen?

Nach Conklin[6]) und Heymons[7]) fällt bei den Gastropoden Crepidulina und Umbrella die erste Furche mit der Transversalebene zusammen.

---

1) The Cell-Lineage of Nereis. Journal of Morphology Vol. VI Nro. 3.

2) Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrb. 1879.

3) Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie Bd. 36. 1882.

4) Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College XXVII Nr. 2.

5) Embryonalentwicklung der Ascaris megalocephala. Archiv für Entwicklungsmech. Bd. 3.

6) Zool. Anzeiger 1892 Nr. 391.

7) Zeitschr. für wissensch. Zoologie Bd. 56. 1893.



Bei der Cirripedie Pollicipes bilden sich nach Nussbaum[1]) die beiden ersten Furchungskugeln nicht in je eine der späteren Körperhälften um.

Bezeichnend sind dann noch die Angaben von Whitman[2]) über die erste Entwickelung von Clepsine und von A. Lang[3]) über Discocelis tigrina. Bei Clepsine zeigte Whitman schon 1887, dass das Ei durch zwei senkrecht zu einander stehende meridionale Furchen derart getheilt wird, dass eine der vier Zellen durch die Grösse sich vor den übrigen auszeichnet. Sie entspricht dem hinteren Ende des Embryo, die gegenüberliegende dem Vorderende. Die erste und zweite Furche bilden also mit der Medianebene Winkel bis zu 45°. Auch die von Lang in seiner Monographie der Polycladen des Golfes von Neapel gegebene Darstellung der Furchung von Discocelis ist von Wichtigkeit für unsere Frage. Die erste Theilung erzeugt zwei etwas ungleiche Blastomeren. Jede von beiden theilt sich in zwei wiederum ungleich grosse Blastomeren, und es erfolgt eine Umlagerung derart, dass die beiden kleinsten Zellen sich mit den beiden grossen über Kreuz lagern, wobei die beiden kleineren über die beiden grossen zu liegen kommen. Erstere bezeichnen den oralen, letztere den aboralen Pol. Schon auf dem Vierzellenstadium kennzeichnet nun die grössere der beiden grossen Blastomeren das Hinterende, die kleinere das Vorderende, und die beiden kleinsten entsprechen den Seiten des zukünftigen Embryo. Es ergibt sich, dass jede Körperhälfte $^3/_4$ des Materials der einen und $^1/_4$ dessen der anderen Zelle erhält.

Aus den eingehenden Untersuchungen von Jennings[4]) über die Furchung der Rotatorie Asplachna Herrickii ergibt sich gleichfalls, dass hier von einer festen Beziehung der ersten oder zweiten Furche zu der Medianebene keine Rede ist.

---

1) Anatomische Studien an Californischen Cirripedien. Bonn 1890. Seite 79.

2) The embryology of Clepsine. Quart. Journ. of micr. science Vol. 18. 1888.

3) Die Polycladen des Golfes von Neapel. XI. Monographie der Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Leipzig 1884.

4) The early developement of Asplachna Herrikii de Gueme. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. 1896.



Nur Ueberschätzung des Werthes der eigenen Arbeit kann unter solchen Umständen die Aufstellung jenes allgemeinen Gesetzes erklären.

Es wird also nicht, wie Roux meint, die Medianebene des thierischen Embryo durch die erste Furche bestimmt.

IV.

Welches sind unsere gegenwärtigen Kenntnisse von dem Auftreten der späteren Medianebene in dem sich entwickelnden Ei?

Nachdem sich ergeben hat, dass allgemein keine feste Beziehung zwischen den ersten Furchen und den Hauptebenen des Körpers besteht, möchte ich an dieser Stelle zunächst folgende Bemerkungen einschalten, da diese zu obigem Ergebniss in nächster Beziehung stehen.

Im Anschluss an meinen auf der heurigen Anatomen-Versammlung in Tübingen gehaltenen Vortrag über die bilaterale Symmetrie des Amphibieneies wurde mir von befreundeter Seite der Einwurf gemacht, ich hätte das Ei eine Mutterlauge genannt. Wenn ich mich auch erinnerte, dass ich in dem Kapitel über Furchung des Eies in meiner Neubearbeitung des Kölliker'schen Grundrisses der Entwickelungsgeschichte von Mutterlauge geredet hatte, so war mir der Zusammenhang, in welchem dies geschehen, doch nicht gegenwärtig; soviel konnte ich jedoch entgegnen, dass ich das Ei nicht eine Mutterlauge genannt habe und vermied vor genauerer Einsicht in jene Stelle weitere Discussion.

Die betreffende Stelle lautet[1]): „Der Zweck der Furchung ist der, für die in Entwicklung begriffenen Organismen die ersten Bauelemente zu liefern. Diese sind alle von nahezu gleichartigem Baue und besitzen in ihrer Struktur keinerlei Beziehung zu bestimmten Organen des späteren Organismus, wie man sich dies früher vorstellte, indem man bereits in dem Ei gleichsam in schlummerndem Zustande, etwa wie in der Knospe die Blüthe, die Organanlagen vorgebildet annahm. Man glaubte, dass durch die Entwicklung die in dem Ei gleichsam eingewickelten Anlagen zur Auswicklung, Evolution, kommen. Dass diese Auffassung unrichtig ist, hat sich mit Hilfe des Experimentes nachweisen lassen. Es hat sich ergeben, dass es zur Erzielung normaler Embryonen gleichgiltig ist, ob die ersten Zellen diese oder jene

1) l. c. S. 21 u. 22.

Lagebeziehung zu einander haben (Driesch). Man hat durch äussere Eingriffe die Furchungskugeln gleichsam durcheinandergewürfelt und trotzdem normale Embryonen erhalten. Man hat den kugeligen Haufen der Furchungszellen in zwei Haufen getheilt und aus jedem Haufen einen Embryo von halber Grösse gezüchtet (Driesch u. a.), ähnlich wie man durch Theilung eines für den Bau eines Hauses bestimmten Steinhaufens in zwei Haufen das Material für zwei Häuser von halber Grösse gewinnen kann. Man hat aus jeder der Zellen eines mehrfach gefurchten Eies durch Isolation der Zellen einen ganzen, entsprechend kleinen Embryo gezüchtet. Von einer Vorbildung der Organanlagen in den einzelnen Zellen im Sinne der sogenannten Evolutionstheorie kann sonach keine Rede sein. Die Eisubstanz ist vielmehr während der Furchung einer Mutterlauge vergleichbar, aus der sich unter geeigneten Bedingungen ein Krystallkörper gewinnen lässt, unter anderen Bedingungen jedoch viele von gleicher Form, aber von geringerer Grösse."

Da durch meine auf obigen Einwand meines Freundes Barfurth gemachte Entgegnung, ich hätte das Ei nie und nimmer eine Mutterlauge genannt, der Eindruck entstehen kann, als ob ich den letzten (im Original nicht gesperrt gedruckten) Vergleich zurücknähme, sehe ich mich genöthigt zu erklären, dass ich ihn im Gegentheil völlig aufrecht erhalte, ebenso wie den ganzen Zusammenhang, in dem er gezogen ist. Nach meiner Auffassung liegt hier einfach ein Missverständniss vor. Ich habe das Ei nicht eine Mutterlauge genannt, sondern es mit einer solchen verglichen und wird man, wenn ich gleichfalls (s. oben) von bestimmtem Gesichtspunkte aus die Furchungskugeln mit Steinen verglichen habe, nicht behaupten dürfen, ich hätte gesagt, die Furchungskugeln seien Steine.

Nach meiner Anschauung ist die Eisubstanz isotrop (Pflüger, O. Hertwig), indem sowohl aus jedem Theil des Eies jeder Theil des Organismus werden kann, als es auch möglich ist, durch äussere Eingriffe aus einem Ei statt eines Individuums zwei Individuen, statt eines Individuums mit einem Kopfe, einem Centralnervensystem, einer Wirbelsäule, einem Darm u. s. w. ein Individuum mit zwei Köpfen etc. zu erhalten. Und dieser durch das Experiment reichlich gestützten Auffassung gemäss und nur von diesem Gesichtspunkte aus ist der obige Vergleich mit der Mutterlauge, aus der man bei geeigneter Versuchsanordnung einen grossen oder mehrere entsprechend geformte und entsprechend kleinere Krystalle gewinnen kann, ganz gerecht-

fertigt. In beiden Fällen liegt es in der Hand des Experimentators auf Grund des relativ einfachen Baues des Substrates die Gestaltung in dem angegebenen Sinne zu beinflussen. Doch ich kehre nach dieser Abschweifung zu unserm Thema zurück.

Nachdem ich gezeigt, dass es nicht möglich ist, die Behauptung, dass die bilateral-symmetrische Struktur des Körpers durch das Spermatozoon geschaffen wird, anzuerkennen, erscheint es mit Rücksicht auf das Allgemeininteresse der Frage der Mühe werth, von rein morphologischem Standpunkte aus das zusammenzustellen, was die vereinte Arbeit mit dem ganzen morphologischen Handwerkszeug festgelegt hat[1]). Ich kann allerdings bei der Zerstreutheit der Literatur keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen; immerhin wird das Folgende genügen, um das Thatsächliche festzulegen.

Es sei mir gestattet, von dem Objekt, dass dieser Arbeit zu Grunde gelegen hat, auszugehen.

Wir haben gesehen, dass die Medianebene des Embryo von Rana fusca nicht erst, wie bisher angenommen, von dem Auftreten des Urmundes an für die ganze weitere Entwicklung morphologisch bestimmt ist, sondern dass dies bereits von der Zeit kurz vor Auftreten der ersten Theilung an bei äusserer Betrachtung des Eies und bei Untersuchung an Durchschnitten möglich ist. Wir sehen auch mit Roux, dass eine ganz bestimmte Beziehung zwischen Sameneintrittsstelle, erster Theilungsebene und Medianebene in der Regel besteht. Wir erfahren aber auch, dass ohne irgend welche Störungen in der Entwicklung diese bestimmte Beziehung abgeändert wird. Daraus ergibt sich, dass hier noch keine fest normirten, die ganze Organisation zwingend beeinflussenden Entscheidungen getroffen werden. Nehmen wir zu diesen Beobachtungen hinzu, dass es gelegent-

1) Ich muss mich bei der Gelegenheit ernstlich gegen den von Roux mir, wie andern, gemachten Vorwurf verwahren, dass ich dem Experiment jeden Werth abspreche. Solch thörichte Behauptung habe ich niemals ausgesprochen. Ueberschätzung des Experimentes bei gleichzeitiger Vernachlässigung morphologischer Arbeit sowie Verwerthung von Befunden an manchen Missbildungen zu Schlüssen auf normales Geschehen — dafür habe ich allerdings keinen Sinn.



lich selbst zur Zeit der Furchung an später ganz normale Embryonen liefernden Eiern kaum oder gar nicht gelingen will, die beschriebene bilaterale Symmetrie aufzufinden, so werden wir auf Grund des reichlichen Beobachtungsmaterials für Rana fusca sagen: In der bilateral-symmetrischen Anordnung des Eimateriales haben wir es in diesem Falle mit einer anfangs sehr labilen Struktur zu thun, die bis zur Zeit der Gastrulation ganz allmählich den definitiven, festen Ausdruck findet. Das ist der Eindruck dessen, was wir sehen.

Diese Auffassung wird nun auch durch die vergleichende Betrachtung gestützt und verallgemeinert.

Unter den Turbellarien besitzt das Ei von Discocelis tigrina nach A. Lang [1]), auf dessen Angaben ich nochmals eingehe, einen Sinnespol (aboraler Pol), an dem die ersten Ektodermzellen entstehen. Ihm gegenüber liegt der Pol, an dem sich der Blastoporus bildet und an dem die ersten Entodermzellen sich finden. Die beiden Pole werden durch die Hauptaxe verbunden.

Die erste Furche enthält diese Axe und theilt das Ei in eine grössere und kleinere Zelle. Jede von beiden theilt sich in zwei wiederum ungleich grosse Blastomeren, und es erfolgt eine auch von Molluskeneiern bekannte Umlagerung derart, dass die beiden kleinsten Zellen sich mit den beiden grossen über Kreuz lagern, wobei die beiden kleineren über die grösseren zu liegen kommen. Sie bezeichnen den aboralen, die grösseren den oralen Pol.

Auf dem Vierzellenstadium entspricht nun die grössere der beiden grossen Blastomeren dem Hinterende, die kleinere dem Vorderende, und die beiden kleinsten entsprechen den Seiten des zukünftigen Embryo. Die bilaterale Symmetrie wird also zu Beginn der Furchung sichtbar.

Whitman [2]) zeigte schon 1878, dass zu Beginn der Furchung von Clepsine die bilaterale Symmetrie auftritt. Die beiden ersten Furchen laufen meridional über

1) A. Lang, Die Polycladen des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. XI. Monogr. der Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Leipzig 1884.

2) Whitmann, Ch. O., The embryology of Clepsine Quart. Journ. of micr. Science Vol. 18. 1878.

das Ei und stehen vertikal zueinander. Es wird jedoch eine der 4 Zellen und zwar die nach dem hinteren Ende hin gelegene grösser als die anderen. Die Symmetrieebene der Blastula bildet mit den beiden ersten Furchen Winkel von je 45°. Sie wird zur Medianebene des Wurmes.

Grobben[1]) hat schon im Jahre 1879 gezeigt, dass das Ei von Moina rectirostris schon zur Zeit der Furchung deutlich die spätere bilaterale Symmetrie erkennen lässt.

Bei Insekten geht die bilaterale Symmetrie sogar auf das unbefruchtete Ei zurück.

Nach Blochmann[2]) haben nämlich die Eier von Blatta einen stumpfen, dem Hinterende und einen spitzen, dem Vorderende des Embryo entsprechenden Pol. Auch ist die gewölbte Dorsalseite von der flachen Unterseite zu unterscheiden. Der Keimstreif entsteht stets an der im Cocon nach innen gerichteten Unterseite. Auch die Anordnung des Dotters lässt die bilaterale Symmetrie deutlich erkennen.

Schon 1876 wies Rabl[3]) die bilaterale Symmetrie der Blastula bei Unioniden nach. Dass die Symmetrieebene der späteren Medianebene entspricht, ist zwar sehr wahrscheinlich, geht aber aus der Beschreibung nicht sicher hervor. Kurz vor der Gastrulation, sobald sich an der späteren Urmundstelle die zwei Urmesodermzellen zeigen, ist hier, wie bei anderen Molluskeneiern, die bilaterale Symmetrie in ihrer Uebereinstimmung mit der Medianebene der Embryo zweifellos.

Für die Cephalopoden hat Vialleton[4]) den Nachweis geliefert, dass die Furchungskugeln sich bis in späte Furchungsstadien symmetrisch zur ersten Theilungsebene gruppiren. Für spätere Stadien steht der Nachweis noch aus.

Wie in dem Ei von Blatta und Musca[5]) ist auch bei

---

1) Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Wien 1879.

2) Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12. 1887.

3) Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. X. 1876.

4) Recherches sur les premières phases du développement de la seiche. Anales des sc. nat. T. VI. 1888.

5) Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere von Korschelt und Heider S. 763. 1893.

Loligo nach Watasé bereits im unbefruchteten Ei die bilaterale Struktur, soviel wir sehen, durch die äussere Form des Eies und die Lage der Keimscheibe vorgebildet[1]). Einer abgeplatteten Seite des ovalen Eies liegt eine stärker gewölbte Seite gegenüber. Erstere entspricht dem Hinterende, diese dem Vorderende des Embryo, während der spitze Pol des Eies mit der Keimscheibe die dorsale Fläche, der gegenüberliegende stumpfe Pol die ventrale Fläche kennzeichnet. An der Vorderseite des Eies reicht die Keimscheibe weiter herunter, als an der Hinterseite.

Für die Ascidien wurde bereits oben der Nachweis der bilateralen Symmetrie der Furchung nach Van Beneden und Julin sowie nach Seeliger und der Uebereinstimmung von erster Theilungsebene mit der Medianebene gedacht.

Nach E. B. Wilson[2]) ist auch bei Amphioxus meist, wie bei den Ascidien, die Furchung, bilateral-symmetrisch zur ersten Furchungsebene.

Diesen zahlreichen Fällen reihen sich entsprechende Beobbachtungen bei Wirbelthieren an.

H. V. Wilson[3]) beschreibt deutliche doppelseitige Symmetrie an den Eiern des Knochenfisches Serranus atrarius, erwähnt jedoch nichts bezüglich der Frage des Zusammenfallens der Symmetrieebene mit der Medianebene.

Bei Torpedo beschreibt Sobotta[4]) eine deutliche bilaterale Symmetrie während der Furchung. Er hält es für möglich, dass der langsamer gefurchte Theil dem vorderen Ende des Embryo entspricht.

Bei Amia macht die erste Furche verschiedene Winkel mit der Embryonalanlage nach Whitman und Eycleshymer[5]), und fehlt sonach noch eine constante Beziehung.

---

1) Lehrbuch von Korschelt und Heider S. 1098. Das Original ist mir nicht zur Hand.

2) Anatomischer Anzeiger S. 736. 1892.

3) The embryology of the Sea Bass, Serranus atrarius. Bull. of the U. S. Fish Commission Vol. IV. Washington 1891.

4) Die Furchung des Wirbelthiereies. Ergebnisse von Merkel und Bonnet S. 562. 1897.

5) The eggs of Amia and its clevage. Boston 1896.

A. Agassiz und C. O. Whitman[1]) fanden an den sich furchenden Eiern von Ctenolabrus adspersus Wall. eine deutliche bilateral zur 1. Furche angeordnete Symmetrie.

Auf Grund seiner Untersuchungen der Furchungsvorgänge bei Triton cristatus kommt V. von Ebner[2]) zu dem Schluss, dass von einer constanten bilateralen Symmetrie des sich furchenden Eies nicht die Rede sein kann und dass demgemäss die Medianebene erst später erkennbar wird. „Sehr gewöhnliche"; von von Ebner beobachtete Typen der Furchung führten den Autor jedoch dahin, bilaterale Furchungsschemata auch für das Tritonenei aufzustellen und sich weiterhin in Uebereinstimmung mit O. Hertwig dahin zu äussern, dass „wahrscheinlich" die erste Furche vorn und hinten, die zweite rechts und links scheidet.

E. O. Jordan[3]) findet bei der amerikanischen Urodelenart Diemyctylus viridescens, dass die erste Furche in der Regel quer zur Medianebene des Embryo gelagert ist, doch kommen Abweichungen bis zu 50° vor.

Vay[4]) benutzte unter meiner Leitung die sich darbietende Gelegenheit gefurchte Keimscheiben von Tropidonotus natrix zu untersuchen. Sie liessen eine deutliche bilaterale Symmetrie erkennen, indem eine Stelle der Keimscheibenrandes im Vergleich mit der diametral gegenüberliegenden sehr kleine Zellen zeigte. Der Autor sprach daher die Vermuthung aus, dass, wie beim Vogelei, derjenige Punkt des Randes der Keimscheibe, welcher die kleinsten Zellen führte, dem Hinterende des Embryo bez. der Urmundanlage entspreche.

Kölliker hat bekanntlich schon vor langer Zeit in seiner Entwicklungsgeschichte beschrieben und abgebildet, dass die Furchung des Hühnereies derart „excentrisch" ist, dass an einer Seite der Keimscheibe kleine Zellen, gegenüber grosse liegen, und

1) Proceedings of the americ. Assoc. of Sciences Vol. XII. New-Series 1885.

2) Die äussere Furchung des Tritoneneies und ihre Beziehungen zu den Hauptrichtungen des Embryo. Jena 1893.

3) The habits and developpement of the newt. Inaug.-Dissert. Boston 1893.

4) Zur Segmentation von Tropidonotus natrix. Anatom. Hefte Bd. II. 1893.

er nahm an, dass der sich schneller furchende Theil zum hinteren Ende würde. Duval[1]) wies dann die Richtigkeit der Kölliker'schen Vermutung nach, indem er zugleich zeigte, dass vom Beginn der Furchung an zu erkennen ist, wo das hintere Ende des Embryo liegen wird.

Zusammenfassung.

1. An dem Ei von Rana fusca ist von der Zeit kurz vor dem Auftreten der 1. Furche an in der Regel, sowohl bei äusserer Betrachtung als bei Schnittuntersuchung, ein bilateralsymmetrischer Bau nachzuweisen. Die Symmetrieebene ist die Medianebene des Frosches. Ob die bilaterale Symmetrie schon vor der Befruchtung besteht, ist unbekannt, aber nicht unmöglich.
2. Die Sameneintrittsstelle liegt in dem Ei von Rana fusca in der Regel diametral gegenüber der Anlagestelle des Urmundes, und die Pigmentstrasse verläuft in oder ungefähr in der Symmetrieebene. Doch kommen bei sonst normaler Entwicklung mancherlei Abweichungen von der Regel vor. Niemand weiss, ob eine unbekannte Struktur des Eies von Rana fusca dem Spermatozoon einen in der Regel von diesem gewählten aber nicht unbedingt für normale Weiterentwicklung erforderlichen Weg vorschreibt.
3. Die Behauptung, dass die Symmetrieebene der Bilaterien durch ein Spermatozoon geschaffen wurde, ist ganz unbewiesen.
4. Die Symmetrieebene wird zu verschiedenen Zeiten der ersten Entwicklung erkennbar. Sie kann — nach unseren heutigen Kenntnissen — schon im unbefruchteten Ei liegen oder erst vor der Furchung oder während der Furchung oder endlich erst mit dem Auftreten des Urmundes (Primitivstreifens) sichtbar werden.
5. Das in manchen Fällen thatsächliche Vorkommen des Zusammenfallens von erster Theilungsebene und Medianebene hat keinerlei Anspruch auf die Bezeichnung eines allgemeinen Entwicklungsgesetzes.

---

1) De la formation du blastoderme dans l'oeuf de l'oiseau. 1884.

6. Die Furchung des Eies der Bilaterien besteht in sehr zahlreichen Fällen nicht in einer Zerlegung des Eies in einen Zellenhaufen von regelloser Anordnung, sondern von ganz bestimmter, bereits zur Medianebene des werdenden Geschöpfes symmetrischer Gruppirung der Zellen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI und XII.

Tafel XI.

Eier von Rana fusca während der Furchung nach Conservirung in 2%iger Formalinlösung von 75° C. *h* = Hinten, *v* = Vorn, *r* = Rechts, *l* = Links.

Fig. 1. Ei in der Ansicht von vorn, nachdem die erste Furche das Ei bis zum Aequator getheilt hat.

Fig. 2. Dasselbe Ei in der Ansicht von hinten. Der höchste Punkt des hellen Feldes entspricht der Anlagestelle des Urmundes.

Fig. 3. Ei mit vollendeter erster Furche. Diese hat das Ei abnormer Weise quer zur Symmetrieebene getheilt und verlief in der Richtung der normalen zweiten Furche. Das helle Feld war hier ursprünglich sehr klein und ist noch ziemlich scharf gegen das Grau der in dem Bild nach oben gelegenen Zelle abgegrenzt.

Fig. 4. Ei mit normaler Achttheilung in der Ansicht von unten. Die erste Furche (*I I*) theilt das helle Feld symmetrisch, die zweite (*II II*) dagegen nicht, sodass der Schnittpunkt der beiden Furchen excentrisch im hellen Felde liegt. Die caudale Seite mit der Anlagestelle des Urmundes liegt nach dem oberen Tafelrande hin.

Fig. 5. Dasselbe Ei in der Ansicht von vorn.

Fig. 6. Dasselbe ein in der Ansicht von hinten.

Fig. 7. Ei in Achttheilung in der Ansicht von hinten. Hier waren, wie das häufiger der Fall ist, die beiden oberen hinteren Zellen etwas kleiner, als die beiden oberen vorderen, sodass an dem Rande der ersteren ein Saum der letzteren sichtbar wird.

Fig. 8. Dasselbe Ei in der Ansicht von der rechten Seite. Hinten liegt im Bilde links, Vorn liegt rechts.

Fig. 9. Morula in der Ansicht von vorn.

Fig. 10. Dasselbe Ei in der Ansicht von hinten.

Fig. 11. Morula in der Ansicht von unten.

Fig. 12. Blastula in der Ansicht von unten.
In beiden Fällen steht die Symmetrieebene vertical zum langen Tafelrand und liegt die caudale Seite nach dem oberen Tafelrand hin.

Tafel XII.

Durchschnitte von Eiern nach Conservirung in heisser Formollösung.

Fig. 1. Sagittalschnitt des Eies kurz vor dem Auftreten der ersten Furche. Von der stark pigmentirten Rindenschicht der vorderen Eiseite geht diametral gegenüber der späteren Urmundanlagestelle in der Richtung der Medianebene die von dem Spermatozoon herrührende Pigmentstrasse.

Fig. 2. Dasselbe Stadium im Frontalschnitt durch die vordere Eihälfte. Die Spermatozoonbahn ungefähr in der Richtung der Medianebene.

Fig. 3. Sagittalschnitt wie Abb. 1, doch kurz nach erstem Auftreten der ersten Furche. Spermatozoonbahn in der sagittalen Ebene. Links oben sind einige Falten des Faltenkranzes der ersten Furche quer getroffen.

Fig. 4. Ei desselben Stadiums wie Abb. 3. Frontalschnitt durch das Centrum des Eies. Symmetrische Vertheilung des Pigmentes. Die Pigmentstrasse ist nicht getroffen.

Fig. 5. Sagittalschnitt der Morula. Bei *sp* ein Rest der Pigmentstrasse.

Fig. 6. Sagittalschnitt der Blastula. Pigmentansammlung in der Gegend der Sameneintrittsstelle (vgl. Abb. 1 und 3).

Fig. 7. Sagittalschnitt des Eies vom Ende der Furchung mit bereits aufgetretener erster Spur der Urmundanlage (*U*). Die Stelle der Wand der Furchungshöhle, welche der Sameneintrittsstelle entspricht, ist dicker als die gegenüberliegende. Die stärkere Pigmentirung an der ursprünglichen Sameneintrittsstelle ist noch schwach erkennbar.

Fig 8. Frontalschnitt des Stadiums der Abb. 7. Das Dach der Höhle ist von gleichmässiger Dicke und symmetrisch pigmentirt.

Ueber die Nothwendigkeit der freien Entwicklung des Embryo.

Von

Oskar Schultze.

Hierzu Tafel XIII und 6 Textfiguren.

1. Einleitung.

In einem im Jahre 1897 auf der Anatomenversammlung in Gent gehaltenen Vortrage [1]) habe ich auch einige Beobachtungen mitgetheilt, deren Folgen geeignet sind, eine Reihe zu wichtigen Schlüssen verwertheter Angaben verschiedener Autoren als irrthümlich nachzuweisen. Hierher gehört zunächst die auf experimentelle Arbeit gestützte Mittheilung, dass die durch natürliche Einrichtungen nicht nur bei dem Froschei, sondern bei allen Eiern auf verschiedenstem Wege erreichte Fähigkeit des Eies, im Laufe der Entwicklung innerhalb seiner Hüllen frei beweglich zu sein, ein unbedingtes Erforderniss für normale Entwicklung bildet. Da eine ganze Reihe früherer Beobachter des Froscheies von der Voraussetzung ausgingen, dass diese Drehfähigkeit, wie man kurz sagen kann, nicht von maassgebender Bedeutung für die Entwicklung sei, vielmehr aus Beobachtungen an dieser Fähigkeit (angeblich) beraubten, in sogenannte „Zwangslage" versetzten Eiern weitgehende Schlüsse zogen, so sind die Folgen meiner Behauptung, dass jene Fähigkeit des Eies, ebenso wie eine gewisse Temperatur, Sauerstoffaufnahme, normale Gravitationswirkung u. a., unbedingt ein nothwendiger Faktor für die Entwicklung ist, von vorne herein klar, und bedarf es eines um so genaueren Nachweises. Ich war selbst Jahre lang auf Grund der Angaben von anderen Forschern der Meinung, die „Zwangslage" des Eies ermögliche eine normale Entwicklung.

1) Neue Untersuchungen zur Frage von der Nothwendigkeit der Schwerkraft für die Entwickelung. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 11. Versammlung in Gent 24.—27. April 1897. S. 109.

War mir auch in meinen zahlreichen von vielen Laichperioden stammenden Protokollen, in denen die Prüfungen aller Roux'schen und Pflüger'schen Angaben, welche die Zwangslageneier betreffen, enthalten sind, der sichere Nachweis der in dem erwähnten Vortrage gemachten Angaben zur Hand, so wollte ich doch nicht eher zur ausführlichen Veröffentlichung schreiten, als bis ich durch nochmalige mit Sammlung und Verwerthung geeigneten Schnittmateriales verbundene Bestätigung dem Ganzen eine abgerundete Form zu geben im Stande war. Dies glaube ich jetzt erreicht zu haben, nachdem ich in diesem Frühjahr nach zweijähriger Ruhe dieser Angelegenheit sie von neuem aufgenommen und eingehend geprüft habe. Hierbei honnte ich alle meine früheren Angaben bestätigen.

2. Methode.

Bevor ich durch Mittheilung der Versuchsresultate die Thatsache, dass wahre Zwangslage des Froscheies die Eier abtötet, begründe, muss ich einige allgemeine Bemerkungen über die Zwangslage machen. Es giebt zwei Methoden, die sogenannte Zwangslage herzustellen.

Die eine von Pflüger zuerst angewandte Methode besteht darin, dass dem dem Uterus entnommenen Froschei nur ein Tropfen samenhaltigen Wassers zugesetzt wird. Dadurch quillt die Gallerthülle nur unvollkommen, und das Ei ist in seiner freien Beweglichkeit innerhalb der Dotterhaut mehr oder weniger beschränkt. Der Grund dieser Beschränkung hängt ganz von der zugesetzten Wassermenge ab. Um Entwickelung solcher Eier zu erzielen, müssen sich die Eier naturgemäss, damit das Eintrocknen durch Verdunstung verhindert werde, in wasserdampfreicher Luft, d. h. in „feuchter Kammer", befinden. Um gleichzeitig bei vielen Eiern eine möglichst gleichmässige Zwangslage zu erzeugen, ist die Methode des tropfenweisen Wasserzusatzes zu jedem Ei unbrauchbar. Man verfährt deshalb unter Combination von älteren Erfahrungen Born's[1]) und neueren von mir in folgender Weise: Man setzt die mit einer trockenen feinen Lanzette oder mit fein zugespitzter Pinzette aus dem Uterus genommenen Eier einzeln

1) Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 24.

auf trockene Glasplatten in der gewünschten Lage auf, legt die Platte mit den Eiern auf einen grossen Teller und lässt aus einem Zerstäubungsapparat so lange einen feinen Wasserregen über die Platte gehen, bis nach einigen Sekunden diese mit einer gleichmässigen Wasserschicht bedeckt ist. Nun kleben die Eier auf der Platte fest, und wird die Platte jetzt in die bereit stehende Schale mit Samenwasser [1]) hineingelegt. Je nachdem die Platte, bevor sie in die feuchte Kammer gebracht wird, kürzer oder länger in dem Samenwasser verweilte, ist der Grad der Quellung natürlich verschieden. Um bestimmte Resultate zu erhalten — wenigstens zu Beginn der Quellung — kommt es hier, wie sich ergeben wird, auf genaues Einhalten der Zeit nach einzelnen Minuten an. Vor dem Uebertragen in die feuchte Kammer lässt man ca. eine Minute lang das Wasser von der auf Fliesspapier auf die Kante gestellten Platte ablaufen. Die Erfahrrng lehrt, wie sich zeigen wird, dass für alle Eier gültige Angaben, die immer zu den gleichen Resultaten führen, auf die Minute genau nicht möglich sind, da hier abgesehen von Temperatureinflüssen [2]) offenbar individuelle Verschiedenheiten der Eier und deren Hüllen in Betracht kommen. Zur feuchten Kammer verwandte ich grosse Porzellanteller oder rechteckige Schalen von schwarzer gepresster Pappe, die mit einer ca. 1 cm hohen Wasserschicht gefüllt waren. Als Deckel dienten flache Glasglocken oder umgestürzte Präparatengläser. Die Seitenwand wurde mit nassem Fliesspapier ausgelegt. Auf den Boden in das Wasser kamen passende Träger für die Glasplatten. Ich benutzte die Steinklötze eines Kinderbaukastens.

Die zweite Methode, Eier in Zwangslage zu entwickeln, besteht in der Pressung der Eier zwischen planparallelen mit Gummiringen zusammengeschnürten Glasplatten. Hierbei liegen die Eier in Wasser und entwickeln sich zunächst ohne nennenswerthe Störung weiter. Ich nenne diese Methode die „Plattenzwangslage".

Wir handeln jetzt von Versuchen, die mit der ersten Methode — der Pflüger'schen Zwangslage — angestellt wurden.

---

1) = samenhaltiges Wasser.

2) Die Temperatur des Zimmers soll nicht über 14° R. betragen, sonst entwickelt sich zuviel Wasserdampf in der Kammer.



Eine ganze Laichperiode ging sozusagen verloren, ehe ich zur Einsicht kam, dass mit dem tropfenweisen Zusatz von Wasser zu den Eiern einheitliche Versuchsresultate nicht zu erhalten sind.

3. Versuche.

Ich beginne mit der Mittheilung eines ziemlich beliebig herausgegriffenen früheren Versuches vom Jahre 1897, aus dem der Leser einen ersten Einblick in die Vorgänge gewinnen möge, die sich als für meine Darstellung wichtige an den Zwangslageneiern abspielen. Am 24. März 1897 zwischen $5^1/_2$ und 6 Uhr abends wurden 6 rechtwinklige Glasplatten von 70 : 35 mm Seitenlänge mit je 15 dem Uterus entnommenen Eiern, deren helles Feld genau nach oben gerichtet wurde, in der beschriebenen Weise befruchtet und in die feuchte Kammer gebracht. Platte 1 wurde nur in Samenwasser getaucht und kam dann gleich mit hellem Feld nach unten in die Kammer, in der die geeigneten Stützen den Rand der Platten so trugen, dass die Eier ca. 2 cm über dem Wasserspiegel der feuchten Kammer sich befanden und diesem zugekehrt waren. Die Platten 2 bis 6 verweilten je 3, 6, 10, 20 und 40 Minuten in dem Samenwasser und kamen dann alle mit hellem Felde nach unten in die Kammer. Der Zweck des Versuches war, die mit so grossem Nachdruck von Roux behauptete Anlage des Medullarrohres solcher Zwangslageneier auf der hellen Hemisphäre zu prüfen. Ich konnte nicht verstehen, dass mir, indem ich eine gegentheilige Ansicht gewann, Täuschungen untergelaufen sein sollten, und doch konnte die Roux'sche Deutung nicht wohl aus der Luft gegriffen sein; hatte doch auch Pflüger bereits die Anlage des Medullarrohrs auf der hellen Hemisphäre behauptet. Bis zum anderen Morgen 6 Uhr 30 Min. wurde eine mehrmalige Inspection des Versuches vorgenommen. Jetzt bot ein grosser Theil der Eier ein fürchterliches Bild, obwohl von einem Eintrocknen der schwach gequollenen Hülle keine Rede war. Die Veränderungen der Eier waren um so stärker, je geringer die beabsichtigte und eingetretene Quellung der Hüllen war. Die Beeinträchtigung des normalen Entwicklungsganges bestand in einer unregelmässig begrenzten weissen Verfärbung des hellen Feldes der im Endstadium der Morula stehenden Eier, die bei vielen Eiern auf die obere dunkle Fläche überging. Nur die letzte zeigte Zelltheilungen, während fast überall im Bereich

der hellen Hemisphäre die Zelltheilungen fehlten. Auf Platte 1 war dieser Zustand in verschiedenem Grade bei allen Eiern, auf Platte 2 bei 10, auf 3 bei 6 Eiern, auf 4 bei 2, auf 5 bei 4 Eiern eingetreten. Die Eier auf Platte 6 und alle übrigen auf Platte 2—5 waren normal gefurcht. Für den Kenner des Baues des Froscheies waren die eingetretenen Veränderungen nicht anders zu deuten, als dass der weisse, schwere Dotter die fast weisse pigmentarme Rinde der unteren Hemisphäre des Eies in verschiedenem Maasse durchbrochen hatte. Dem ganzen Befunde nach unterlag es keinem Zweifel, dass dieser Zustand durch die Zwangslage bedingt war — stand er doch in direcktem Verhältniss zu dem Quellungsgrad der Hüllen. Natürlich waren diese Eier mit „Dotterdurchbruch", wie ich sie kurz nennen will, für die beabsichte Entscheidung der Frage, ob sich wirklich das Medullarrohr bei mit der hellen Hemisphäre nach unten fixirten Eiern auf dieser Hemisphäre entwickelt, nicht zu verwerthen. Es sei hier eingeschaltet, dass unbefruchtete Zwangslagen-Eier niemals diese Erscheinungen darbieten. Ich legte nun die Platte 1—3 mit den daraufklebenden Eiern in Wasser, um den Eiern möglichst günstige Bedingungen zur Weiterentwicklung zu geben. Nach täglich mehrmaliger Controlle und sorgfältiger Pflege der Eier erhielt ich schliesslich folgende Resultate. Am 26. III. waren alle Eier der Platte 1 verdorben mit Ausnahme von zweien, von denen eins eine gute, das andere eine kaum ausgebildete Medullarplatte zeigte. Platte 2 lieferte 8 Gastrulae, alle anderen Eier waren tot. Von den Eiern der Platte 3 waren 4 abgestorben, die übrigen hatten gute Medullarwülste.

Das Resultat war also, dass der bei hochgradiger Zwangslage, trotz guter Feuchtigkeitsverhältnisse eintretende Dotterdurchbruch die Entwicklung im allgemeinen bald aufhebt, dass sich jedoch einzelne Eier von der sie betroffenen Schädigung wieder erholen können.

Es lag nun sehr nahe zu behaupten, dass die Zwangslage in den Fällen von Dotterdurchbruch zu stark gewesen sei, und dass für den vorliegenden Zweck eine etwas geringere Zwangslage, d. h. etwas stärkerer Quellungsgrad der Hüllen den richtigen Effekt geben würde. Es wurden darum um $6^1/_2$ Uhr früh am 25. III. die Platten 4 und 5 180° gedreht, so dass das helle

Feld nach oben gerichtet war. Aus früheren Beobachtungen wusste ich schon, dass die Eier auch bei hochgradiger Pflüger-scher Zwangslage noch ihre allerdings beschränkte Drehfähigkeit beibehalten, wie das bis zu einem gewissen Grade auch schon von Born angegeben wurde. Auch zwischen Glasplatten platt-gedrückte Eier rotiren, aus der Normalstellung gebracht, sehr leicht wieder in die für jedes Stadium typische Stellung zurück [1]). Während die normale Rückdrehung eines verlagerten Eies nach Sekunden oder Minuten — je nach dem Stadium — sich vollzieht, vergehen bei einem aus der Normallage gebrachten Zwangs-lagenei oft viele Stunden, bis es seine normale Lage wieder gewinnt. Diese Thatsache wurde dann auch gleich an den Platten 4 und 5 bestätigt. Um 8 Uhr waren auf Platte 5, deren Eier (s. o.) stärker gequollene Hüllen als die auf Platte 4 besassen, alle Eier (ausser den 4 Durchbrucheiern [2]) in die Normalstellung zurückgekehrt. Auf Platte 4 dagegen waren noch alle hellen Felder nach oben gerichtet. Die weitere Beobachtung ergab, dass erst um 5 Uhr nachmittags bei allen Eiern (ausser zweien) das helle Feld unten lag. Die erste Urmundlage war eben aufgetreten. Hieraus ergab sich also, dass trotz der Anwendung verschiedenartiger, in engsten Grenzen variirender Quellungsgrade der Hüllen der beabsichtigte Zweck, die Anlage des Medullarrohres bei Zwangslageneiern auf der unteren Hemisphäre nach Pflüger und Roux festzustellen, misslungen war, indem die Eier mit stärkerer Zwangslage abstarben, die mit nur etwas geringerer dagegen einer genauen Prüfung gegenüber sich nicht als vollkommene Zwangslageneier erwiesen hatten. Das gleiche Resultat hatte ich auch früher bei einzelnen mit einem Tropfen Wasser aufgesetzten Eiern erhalten. Trotz möglichster Abmessung der Tropfengrösse sind aber die Resultate niemals so übersichtlich und einheitlich als bei dem oben beschriebenen systematischeren Vorgehen.

Natürlich musste ich mir sagen, dass mir der richtige Quellungsgrad der Hüllen doch noch entgangen sein konnte,

1) Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen etc. Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. I. p. 273. S. auch weiter unten.

2) In seltenen Ausnahmefällen zeigen auch Durchbrucheier noch Rotationsfähigkeit in den Hüllen.

obwohl mir dies sehr unwahrscheinlich schien. Auch bezweifelte ich nicht die Thatsache, dass unter Umständen bei sogenannten Zwangslageneiern die Medullarplatte, die normalerweise oben liegt, unten liegen könne.

Jedenfalls hatte dieser, wie zahlreiche frühere und spätere Versuche, ergeben, dass

1) bei hochgradiger Zwangslage in Normalstellung gehaltene Froscheier trotz gut feuchter Hülle unter typischen Erscheinungen absterben, und

2) selbst über einige Stunden ausgedehnte Prüfung, ob Zwangslage besteht oder nicht, nicht ausreicht und die Beweglichkeit der Eier durch sogenannte Zwangslage derart beschränkt sein kann, dass die Eier, aus ihrer stabilen Gleichgewichtslage gebracht, diese erst nach vielen Stunden wieder gewinnen können.

Doch gehen wir weiter und verfahren wir mit Rücksicht auf die von der gegnerischen Seite vertretene Auffassung noch genauer in der Beschreibung der Versuchsanordnung eines der zahlreichen zu gleichem Zweck angestellten Versuche des Jahres 1899, um so dem Nachuntersucher die Arbeit zu erleichtern — sie ist nicht schwer.

Kurz vor Beginn dieses Versuches wurde eine grosse feuchte Kammer hergerichtet. Ich benutzte eine schwarze viereckige und flache Präparatenschale (wie sie auch als Entwicklungsgefässe bei Photographie benutzt werden) von 40 : 45 cm Seitenlänge, die eine ca. 1 cm hohe Wasserschicht enthielt. Auf den Boden der Schale (in das Wasser) kamen eine Lage von ca. 2,5 cm hohen im Querschnitt quadratischen Steinen aus einem Nürnberger Kindersteinbaukasten, die eine mit der Wasserwage geprüfte horizontale Fläche bildeten. An geeigneten Stellen wurden aus der Lage einige Steine heraus genommen, um später auf Glasplatten sitzende Eier so in die Kammer bringen zu können, dass nur der Rand der Platte auf der steinernen Unterlage auflag. Als Decke verwendete ich ein kreisrundes Glas von 32 cm Durchmesser und 15 cm Höhe, dessen Seitenwand mit nassem Fliesspapier belegt war. Ausserdem wurden zwei grosse Porzellanteller von ca. 40 cm Durchmesser mit frischem Wasser, ein Wasserzerstäubungapparat, 2 kleine Glasschalen, eine möglichst feine Pinzette, Papier, Bleistift und Uhr auf den möglichst grossen

Tisch zurecht gelegt. Fünfzehn Objektträger (70 : 35 mm) wurden fortlaufend mit dem Diamant nummerirt.

Am 14. März, 9 1/2 Uhr morgens wurden dem abgetöteten Männchen Samenblasen und Hoden entnommen, die ersteren in den Porzellanteller 1 entleert und darauf noch die Hoden in einer der kleinen Glasschalen unter Wasserzusatz zerschnitten, mit Pinzetten ausgedrückt, worauf die trübe Flüssigkeit gleichfalls in den Teller 1 abgegossen wurde. Nachdem das zur Befruchtung dienende Samenwasser so zum Gebrauch fertig war, wurde das Weibchen abgetötet, und wurden dem eröffneten Uterus die mit schönem hellen Feld versehenen Eier mit der die Hülle der Eier fassenden feinen Pinzette dem Uterus entnommen. Um die verschiedensten Grade der Zwangslagen zu bekommen, verfuhr ich nun folgendermassen: Auf Objektträger 1 wurden 18 Eier mit hellem Feld genau nach oben in regelmässigen Abständen aufgesetzt, dann nach 2 minutlichem Warten, mit dem Wasserregen Objektträger und Eier kurz benetzt, um die Eier zum festen Haften auf dem Glas zu bringen, der Objektträger für eine Minute in das Samenwasser gelegt und dann, nach kurzem Ablaufen des Wassers und Wegnahme des Ueberschusses mit Fliesspapier, in die feuchte Kammer übertragen und zwar so, dass die Eier nun das helle Feld nach unten kehrten, also dem Wasserspiegel zugewendet waren. Eier, die ihre Stellung geändert haben sollten, wurden entfernt. Ich bemerke hier, dass es für das Resultat gleichgültig ist, ob die Eier an der unteren oder an der oberen Fläche der horizontalen Platte haften. In entsprechender Weise wurden die Platten 2—4 mit je 18 Eiern versehen und in die feuchte Kammer mit hellem Feld nach unten gebracht, nachdem Platte 2 zwei, 3 vier, und 4 acht Minuten im Samenwasser gelegen. Auch Platten 5—6 erhielten je 18 Eier, verweilten kurze Zeit im Samenwasser — und wurden dann in reines Wasser des Tellers 2 übertragen. Vom Einlegen der Platte 5 in Teller 1 bis zur Herausnahme aus Teller 2 und Einlegen in die feuchte Kammer vergingen sechszehn Minuten; dieselbe Manipulation erstreckte sich bei Platte 6 über zweiunddreissig Minuten. Jedesmaliges Notiren der betreffenden Zeiten, Herrichten der folgenden Platten mit Eiern und Uebertragung in die feuchte Kammer müssen passend unter Controlle mit der Uhr mit einander abwechseln. Bei den folgenden Platten war

es nicht mehr nöthig den Eiern von vornherein die gewünschte Stellung mit vertikaler Eiaxe zu geben, da bei der beabsichtigten längeren Dauer des Liegens in Wasser die normale Perivitellinausscheidung die Normalstellung des Eies übernehmen musste. Die Platten 7—10 blieben mit je 15 Eiern versehen 64 Minuten, 2, 4 und 10 Stunden im Wasser und wurden nach dieser Zeit in die feuchte Kammer übertragen. Die Herrichtung und Besamung der 10 Platten dauerte von 9 Uhr 34 Min. bis 10 Uhr 10 Min. Die Zimmertemperatur betrug an diesem Tage nicht über 14° R.

Um 2 Uhr nachmittags war auf allen Platten die erste Furche in normaler Beschaffenheit aufgetreten. Der Zustand der Hüllen war allenthalben gut. Um 4 Uhr 15 Min., als überall die 1. Aequatorialfurche ausgebildet war, machte sich bei einigen der in stärkster Zwangslage stehenden Eier auf Platte 1 und 2 an der weissen Hemisphäre in dem Furchenkreuz oder in benachbarter Furche das erste Zeichen des Dotterdurchbruchs als weisse Färbung bemerkbar. Es waren 3 Eier auf Platte 1 und zwei Eier auf Platte 2. Neun Uhr 15 Min. abends hat der Dotterdurchbruch an den genannten Eiern stark zugenommen, neue mit Durchbruch sind mit Ausnahme von einem auf Platte 4 nicht hinzugekommen. Die Furchung stand auf allen Platten in gutem Morulastadium. Am folgenden Tage früh 4 Uhr 25 Min. bestand gleichfalls guter Fortschritt der Furchung auf allen Platten; die wenigen Eier mit Dotterdurchbruch fallen nun schon dem unbewaffneten Auge durch ihre weisse starke Verfärbung der sonst mehr grauen hellen Hemisphäre auf. Um nun den Grad der Zwangslage zu prüfen wurden die Platten 1, 3, 5, 7 und 10 je 180° gedreht, so dass die helle Hemisphäre oben stand. Der Zweck der Drehung war Prüfung der Zwangslage; da nun der schwere helle Theil des Eies oben lag, mussten die Eier bei wirklicher Zwangslage sich nicht in den mangelhaft gequollenen Hüllen zurückdrehen.

Ich betone besonders, dass der Quellungszustand der Hüllen auch jetzt noch genau derselbe war, wie zu Beginn des Versuches, dass also weder Schrumpfung der Hüllen noch Quellung durch erhöhte Wasseraufnahme aus der feuchten Kammer eingetreten war. Um dem Nachuntersucher ein Bild von dem Quellungs-

zustand der Hüllen zu geben, verweise ich auf die beiden Bilder *I*, *VII* und *X*. Das erste giebt ein genaues Bild des Grades der Quellung bei Platte 1, das zweite dasselbe bei Platte 7, das

I

Fig. I.

VII X

Fig. VII und X.

dritte bei Platte 10. In keinem Fall sassen die Eier dem Glase direkt auf, ein Zustand, der stets das Absterben der Eier zur Folge hat. Bei den Eiern der Platte eins, die also nur eine Minute im Samenwasser gelagen waren, war infolge der mangelhaften Quellung der Gallerthülle das Ei an der dem Glase zugewendeten Fläche etwas abgeplattet, während die Eier auf 7 und 10 ihre runde Form schön bewahrt hatten. Um 5 Uhr 15 Min. sind auf den Platten 7 und 10 bereits eine ganze Anzahl Eier zurückrotirt, indem sie das helle Feld oben nicht mehr oder nur zum Theil erkennen lassen. Um 8 Uhr 10 Minuten, also nach $3^3/_4$ Stunden, sind auf Platte 7 und 10 alle Eier zurückrotirt, auf Platte 5 ist gleichfalls Rückrotation bei den meisten Eiern eingetreten, 5 zeigen noch das helle Feld oben. Auf den Platten 1 und 3 liegt das helle Feld bei allen Eiern noch oben. Um 10 Uhr 10 Min., also nach $5^3/_4$ Stunden, kehren auf Platte 5 nur noch 2 Eier das helle Feld nach oben, doch ist der hellere Theil des Eies bei der Befruchtung von oben aus zum Theil sichtbar. Bis 10 Uhr 45 Min. konnte nun in Zwischenräumen durch die Wand der feuchten Kammer hindurch beobachtet werden, wie diese beiden letzten Eier schliesslich ganz zurückrotirten. Die letzten Eier auf Platte 5 hatten somit erst nach 6 Stunden 25 Min. ihre Normalstellung wieder erreicht. Aber auch die Eier auf Platte 3, die nach 3 Stunden alle noch das helle Feld nach oben kehrten und nur geringe Verlagerungen zeigten, sind jetzt nach $6^1/_2$ Stunden derart von der Schwere sichtbar beeinflusst, dass 4 Eier das helle Feld bereits nach abwärts kehren; die Schwerkraft kam hier aber sehr spät noch zu ihrem Recht. Um 2 Uhr 20 Minuten, also 10 Stunden nach der Drehung, waren 9 Eier dieser Platte zurückrotirt, ein immer wieder gewonnener Beweis für die bei dieser „Zwangslage“ thatsächlich, wenn auch ausserordentlich verlangsamt zur

Geltung kommende Schwerewirkung. Erst um 6 Uhr 35 Min. abends, also nach 14 Stunden, kehren alle 18 Eier auf Platte 3 die dunkle Hemisphäre wieder nach oben.

Es stand also fest, dass auf der Platte 5 keine Zwangslage bestand, denn die auf dem schwarzen Pol gedachten Eier waren alle nach $6^1/_2$ Stunden zurückrotirt; dasselbe galt naturgemäss von den in derselben Kammer entwickelten Platten 7—10, bei denen die Quellung im Wasser länger bestanden hatte und die schon durch die stärker gequollene Hülle und nach dem obigen Versuch bewiesen, dass ihre Zwangslage eine geringere sein musste, als die der Eier auf Platte 5. Da am Nachmittag der Urmund auftreten musste, kam es mir darauf an, die mir übrigens schon bekannten Bewegungen des Urmundes an diesen nicht völligen Zwangslageeiern einmal deutlich dem Leser vor Augen zu führen. Doch darüber wird weiter unten berichtet. Jetzt handelt es sich zunächst noch einmal um die Verfolgung der Frage, von der wir ausgingen: Entwickelt sich bei Eiern, die mit hellem Feld nach unten in wirklicher Zwangslage d. h. ohne Rotationsfähigkeit in den Hüllen aufgestellt sind, das Medullarrohr auf der hellen Hemisphäre?

Nachdem von allen Platten des vorliegenden Versuches mit Sicherheit nur noch die Platte 1 für diese Frage in Betracht kam, verfolgen wir das Schicksal der auf ihr liegenden Eier weiter. Die Eier waren also am 14. III. $9^1/_2$ Uhr früh befruchtet, wurden mit dem hellen Pol nach unten aufgestellt und dann am 15. III., 4 Uhr 25 Min. früh auf den schwarzen Pol gedreht, um die Zwangslage zu prüfen. Auf dieser Platte zeigten 2 U. 25 Min. nachmittags, also nach 10 Stunden, in dem noch unverrückt nach oben liegenden hellen Feld 9 Eier die erste Spur des Urmundes. Die Eier wurden nun mit der Platte 180° gedreht, sodass nun bei diesen Zwangslageeiern, wenn die Behauptung von Roux richtig wäre, der Urmund über die helle untere Hemisphäre wandern und das Medullarrohr sich unten anlegen musste.

Was trat aber hier, wie in zahlreichen anderen Fällen, constant ein?

Die Stellung des Urmundes wurde, als er eben aufgetreten war, wie gewöhnlich, in vorher angefertigte Schemata immer nach bestimmten Pausen eingetragen, nachdem die Kammer geöffnet

und der Objektträger ca. eine Minute lang zur Zeichnung gedreht war. Die Abbildung 1 bezeichnet an neun günstigen und zur weiteren Verfolgung gewählten Eiern die genau nach den Protokollen eingetragene Stellung des Urmundes am 15. III. 2 Uhr 25 Min. nachmittags. Da die Zimmertemperatur jetzt und in den folgenden 24 Stunden nur 13° R. betrug, ging die Entwicklung an und für sich ziemlich langsam weiter. Die Stellung des Urmundes wurde nun im weiteren Verlauf in mehrstündlichen Intervallen in die Schemata eingetragen. Von diesen bilde ich noch zwei weitere ab. Abbildung 2 zeigt den Stand des Urmundes am folgenden Morgen (16. III) 5 Uhr 5 Min. Der grosse Dotterpfropf ist gebildet. In Abbildung 3 (16. III. 11 Uhr 45 Min. mittags) ist der Dotterpfropf so klein geworden, dass der Urmund als nahezu geschlossen zu betrachten ist. Wo aber ist nun die von Roux immer wieder behauptete Wanderung des Urmundes über die untere Hemisphäre? Sie existirt einfach nicht bei wirklichen Zwangslageneiern. Ein Vergleich der Abbildungen

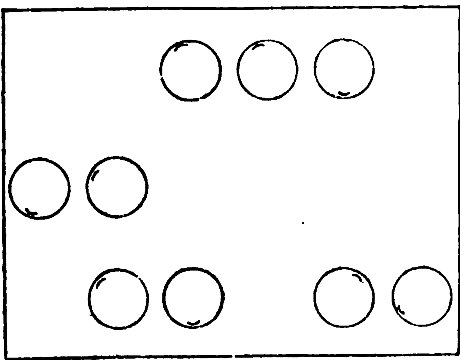


Fig. 1.

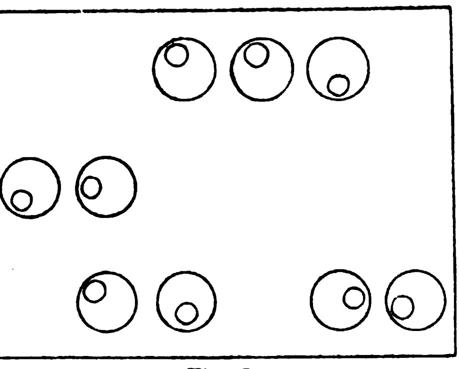


Fig. 2.

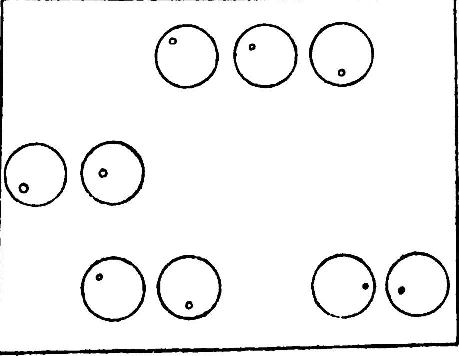


Fig. 3.

1 und 3, welche den genauen protokollarischen Aufzeichnungen entsprechen, lehrt sofort, dass der Urmund vom ersten Auftreten an bis zum Schluss keine wesentliche Verschiebung erfährt. Eine ganz geringe Stellungsänderung der dorsalen Lippe ist allerdings bei einem oder dem andern Ei zu bemerken, doch lehrt ein genauer Vergleich aller mir vorliegenden Bilder sowohl in diesem, als in anderen Fällen, dass doch noch geringe Rotationen der Eier in den Hüllen stattfinden können. Ausserdem ist eine geringe Verschiebung der dorsalen Lippe vielleicht auf Rechnung von concentrischer Verengerung des Urmundes zu setzen, doch wissen wir nicht, ob er sich wirklich concentrisch verengt.

Hier und in allen anderen entsprechenden Fällen kommt noch weiter folgendes zur Beobachtung. Im Vergleich mit Probeeiern derselben Brut und solchen, bei denen die Hüllen (wie auf Platte 7 u. 10) stärker gequollen sind, entwickeln sich diese Eier mit höchster Zwangslage langsamer. Sie entwickeln ferner überhaupt kein Medullarrohr. Man kann sie bis zu 12 Stunden und länger auf dem Stadium des kleinsten Dotterpfropfes stehen bleiben sehen. Sie sind aber nicht abgestorben, bringt man sie vielmehr in Wasser, so geht die Entwicklung weiter, doch entstehen neben normalen Quappen verschiedenartige Missbildungen.

Nachdem wir gesehen, dass in Uebereinstimmung mit meinen früheren Angaben von einer nennenswerthen Verschiebung des Urmundes über die Eioberfläche keine Rede ist, wollen wir zunächst noch das Schicksal der Eier auf der oben genannten Platte 2 verfolgen.

Während für Platte 1 möglichste Zwangslage erwiesen war, auf Platte 3 jedoch im Laufe von 14 Stunden eine ganz langsame Rotation der Eier in den Hüllen festgestellt war, fragte es sich, wie sich die Eier auf Platte 2 verhalten würden, deren Hüllen bezüglich ihres Quellungszustandes zwischen Platte 1 und Platte 3 standen. Das helle Feld hatte bei diesen Eiern von Anfang an unten gelegen und am 15. III. 2 Uhr 25 Min. war die erste Spur des Urmundes aufgetreten. Von zehn guten Eiern dieser Platte wurden im Laufe der nächsten 24 Stunden regelmässige Aufzeichnungen der Stellung des Urmundes gemacht. Am Abend desselben Tages schien auf den ersten Blick der grosse noch

nicht ganz geschlossene Urmund denselben Stand behalten zu haben. Es ergab sich jedoch nach genauer Untersuchung und Aufzeichnung, dass der Urmund bei fast allen Eiern eine ganz geringe Verschiebung nach abwärts zeigte. Bis zum folgenden Morgen machte der Urmund nun die normale Wanderung nach abwärts, die, wie ich bereits unter Verwerthung natürlicher in der Eioberfläche gelegener Localisationsmarken nachwies, die durch typische Verlagerung der Dotterzellen im Innern des Eies bedingte Folge der unter Einfluss der Schwere stattfindenden Totalrotation des Eies um eine quere horizontale Achse ist. Der kleine Dotterpfropf stand am anderen Morgen genau unten. In dieser Stellung blieb er bis zum Schluss des Urmundes (16. III. abends). Das in starker Zwangslage befindliche Ei konnte also die von mir beschriebene normale Rückrotation des Eies nicht ausführen. Der Urmund nahm nicht die normale ursprügliche Aequatorialstellung ein, sondern blieb unten. Ebenso wie die Eier auf Platte 1 blieben diese Eier aber nun in der Entwicklung stehen, indem die Behinderung der nothwendigen normalen Schwerewirkung die Entwicklung hemmte. Am folgenden Tage in Wasser gebracht entwickelten sie sich gut weiter, wurden jedoch zum Theil zu Missbildungen, andere wurden normale Quappen.

Es ergab sich hieraus, wie aus vielen gleichen Versuchen, wiederum das reine Resultat:

Zwangslageneier, bei denen die Drehfähigkeit in obigem Sinne noch nicht vollkommmen aufgehoben ist, bilden bei nach unten gerichtetem hellen Feld kein Medullarrohr, sterben vielmehr ab.

Wie aber sind die voranstehenden Thatsachen mit den Angaben von Pflüger und Roux zu vereinigen, dass sich bei Zwangslageneiern, deren helles Feld nach unten gerichtet ist, das Medullarrohr statt oben, unten bildet?

Das erfährt der Leser sofort, wenn er ich noch die Mühe nimmt, mit mir das Schicksal solcher Eier zu verfolgen, bei denen der Quellungszustand der Hüllen demjenigen entspricht, welchen ich in dem vorliegenden Versuch, bei den Eiern auf Platten 3, 5, 7 und 10 dargestellt hatte. Auf diesen Platten hatten, dem verschiedenen Quellungszustand der Hüllen entsprechend, die Eier, nachdem sie zur Prüfung der

Zwangslage auf den dunklen Pol gedreht worden waren, nach folgenden Zeiträumen sich zurückgedreht und dadurch gezeigt, dass sie nicht in starker Zwangslage sich befanden: Die Eier auf Platte 3 nach 14 Stunden, diejenigen auf Platte 5 nach 6 Stunden 25 Min. und die auf den Platten 7 und 10 nach $3^3/_4$ Stunden. Der Leser wird gebeten noch einmal den verschiedenen Quellungszustand der Hüllen als Folgezustand der verschieden langen Wassereinwirkung zu Beginn des Versuches auf Seite 209 zu vergleichen. Da sich die Eier also nicht in Zwangslage befanden, hätte man erwarten sollen, dass nun, den normalen Verhältnissen entsprechend, die Medullarplatte oben liegen sollte. Wie aber sah es mit den Eiern auf Platte 3 am Abend des 16. März aus? Bei 15 Eiern (von 18) war die Medullarplatte erkennbar. Bei vielen lag sie ganz unten, bei den anderen ragt ein verschieden grosser Theil in die obere Hemisphäre hinein, der grössere Theil lag aber fast überall unten, ganz oben lag sie nirgends.

Das war also die angeblich auf der hellen Hemisphäre gebildete Medullarplatte und zwar bei Eiern, bei denen das Fehlen der Zwangslage sicher war! Ich hatte übrigens schon früher diesen Befund häufig gehabt und bin hier nur zur Vervollständigung der Mittheilung obigen Versuches auf die Platte 3 zurückgekommen. Einmal erinnere ich mich eines so reinen Resultates bei nicht völliger Zwangslage, dass alle Eier (ca. 12) das Medullarrohr genau nach unten kehrten. Die Beobachtung dass das Medullarrohr unten liegen kann, ist also ganz richtig, falsch ist aber die Voraussetzung, dass das Ei unbeweglich war. So wird also auch dieser „feste Grundstein" des Roux'schen Programmes, der schon lange gewankt, gestürzt, und zwar aus dem denkbar einfachsten Grunde, weil die gewünschte Vorbedingung gar nicht erfüllt war: die Eier bewegten sich doch.

Ich will nun noch hinzufügen, dass auf Platte 4 der Urmund bei weitaus den meisten Eiern entgegen der Norm am unteren Pol lag, die Medullarplatte also vertikal stand. Bei den Eiern auf Platte 5—10 lag die Medullarplatte überall ganz oder grösstentheils oben. Die Eier waren also normal drehfähig. Auf Platte 9 und 10 waren, wie bei den Probeeiern, die Medullarwülste schon im Schluss begriffen. Es ergab sich im ganzen

eine um so stärkere Beschränkung in dem zeitlichen Verlauf der Entwicklung, je geringer der Quellungsgrad der Hüllen war.

Man kann also, indem man alle Grade der Zwangslage nach der von mir angegebenen Methode zugleich anwendet, sich von folgenden Thatsachen überzeugen:

1) Bei hochgradiger Zwangslage gehen die Eier schon sehr früh unter „Durchbruch" des weissen Dotters und abnormen Furchungserscheinungen zu Grunde. Sie erreichen nicht das Gastrulationsstadium.

2) Bei etwas geringerer, aber noch als fast total zu bezeichnender Zwangslage wird die Gastrula gebildet, wobei der Urmund keinerlei nennenswerthe Verschiebung über die helle Hemisphäre erfährt. Das Medullarrohr wird nicht gebildet.

3) In einem etwas günstigeren Falle dreht sich das Ei unter Ausführung der ersten „Urmundwanderung" der Regel entsprechend, sodass der Urmund genau nach abwärts gerichtet ist; die normale Rückdrehung des Eies kann aber nicht erfolgen und das Ei stirbt.

4) Der Urmund „wandert" über die untere Hemisphäre, indem er, unten angelangt, statt, wie das der Norm entspricht, im entgegengesetzten Sinne sich zurückzudrehen, in gleichem Sinne weiter — also auf der entgegengesetzten Seite weiter aufwärts — bewegt wird. Hierbei kommt es häufig vor, dass die Medullarplatte genau unten liegt. Bleibt sie unten, so sterben die Eier ab, im anderen Fall gelangt die Medullarplatte bald in Folge einer Drehung des Eies um die embryonale Längsaxe wieder nach oben. In sehr vielen Fällen ist die in jenem gleichen Sinne weiter gehende Wanderung des Urmundes, die sich ohne weiteres aus der Massenvertheilung im Innern des Eies am Durchschnitt erklärt, bereits mit der Bethätigung des Bestrebens der Eier, sich mit der Medullarplatte nach oben einzustellen, combinirt, und so kommen bei den entsprechenden Zwangslageneiern die verschiedensten allmählich zur normalen Stellung des Eies überleitenden Stellungen vor.

Diese Punkte kann jeder bei exakter Nachprüfung meiner Angaben bestätigen. Er wird sich überzeugen, dass die Behauptung von der Anlage des Medullarrohres auf der hellen Hemisphäre, soweit sie sich auf Zwangslagenversuche stützt, einfach

dadurch hinfällig wird, dass gar keine vollständige Zwangslage bestand.

4. Specielle Beschreibung der durch starke Zwangslage an den Eiern auftretenden Störungen.

Die Erscheinungen, die sich in immer wiederkehrender und ausserordentlich typischer Weise an möglichst vollkommenen Zwansglageneiern, welche mit hellem Feld nach unten aufgesetzt werden, wiederholen, sind von mir oben bereits als Dotterdurchbruch bezeichnet. Diese Bezeichnung rechtfertigt sich dadurch, dass an solchen Eiern im Bereich der hellen Hemisphäre, ausgehend von den hier gelegenen Furchen, die normale graue oder fast weisse und gewöhnlich als weiss bezeichnete Färbung durch eine rein weisse Färbung verdrängt wird. Diese kommt so zustande: Der rein weisse Dotter verdrängt in dem Augenblick der Fixirung der Eirinde an der Innenfläche der Dotterhaut die fast weisse Rinde und dehnt sich in dünner Schicht immer mehr über die untere Hemisphäre aus; schliesslich breitet er sich in manchen Fällen sogar bis auf die obere Hemisphäre aus. Zugleich gehen die ursprünglichen Zellgrenzen allmählich wieder verloren. Greift der Durchbruch auf die obere Hemisphäre über, so wird das ganze Ei im Verlaufe von 6—12 Stunden zu einer schmutzig grauen Masse, auf welcher dann von den anfangs vorhandenen Zelltheilungen keine Spur mehr wahrzunehmen ist. Solche Eier erscheinen dann zugleich etwas vergrössert, wie gequollen.

In Abtheilung 1 und 1a auf Tafel XIII sehen wir ein Ei, an dessen unterer Hälfte (1a) die weisse Verfärbung kurze Zeit bestanden hat. In der Ansicht von oben lässt das Ei nur undeutlich die beiden ersten Furchen erkennen. Sehr stark treten die hier abnorm verlaufenden 3. und 4. Meridionalfurchen auf, die aber nicht durch den oberen Pol liefen. Dieser Fall kommt bei den in Pflüger'scher Zwangslage entwickelten Eiern gelegentlich vor; typisch ist er bekanntlich für die zwischen horizontalen Platten gepressten Eier. In weiterer Entwicklung sehen wir die eigenartige Erscheinung des Dotterdurchbruches in den Eiern der Abbildungen 2*a* und 3*a* ausgebildet. Die beiden auf dem Stadium der vorgeschrittenen Morula stehenden Eier zeigen fast auf der ganzen oberen Fläche regelmässige Furchung (Abb. 2 u. 3),

die untere dagegen lässt nur wenige Zellgrenzen erkennen. Die Erfahrung lehrt, dass solche Eier die Gastrulation in der Regel nicht erreichen, dass am oberen Pol in vielen Fällen immer mehr bereits vorhanden gewesene Zellgrenzen wieder verschwinden und oft nur kleine Inseln sich weiter theilender Zellen übrig bleiben. Schliesslich sterben auch diese ab. Werden aber die Eier, wie oben erwähnt, rechtzeitig mit den sie tragenden Platten in Wasser übertragen, so können sie häufig langsam den erlittenen Schaden wieder ausgleichen. Ist aber der Durchbruch schon weit vorgeschritten, so sterben sie ab oder liefern Missbildungen.

Was sieht man nun an Durchschnitten durch solche gehärtete Eier? In Abbildung 4 ist der mittlere Durchschnitt in der Richtung der Eiaxe durch eine Morula mit Durchbruch abgebildet. Leider ist durch ungeschickte Einbettung eine Auflockerung des Eies eingetreten; doch sieht man, dass eine Höhle gebildet wurde und dass statt mehrfacher Theilungen an der unteren hellen Hemisphäre nur zwei grosse im Innern abnorm pigmentirte Zellen vorhanden sind. Ein weiter vorgeschrittenes und prägnantes Bild zeigt Abbildung 5. Auch dieser Schnitt geht in der Richtung der Eiaxe durch die Mitte des Eies, sodass die grösste Ausdehnung der abnorm kleinen Furchungshöhle getroffen ist. Das Ei war vor dem Einlegen in die feuchte Kammer zwei Minuten in Wasser gequollen und dann mit dem hellen Feld nach unten entwickelt. Zwanzig Stunden nach der Befruchtung wurde es sammt der es tragenden Platte in Chromessigsäure eingelegt. In der Säure quillt die Hülle stärker auf, und lässt sich nach Auswässern der Eier die Hülle einschliesslich der Dotterhaut mit verdünntem Eau de Javelle nach Blochmann leicht entfernen[1]). Die Erscheinung, dass die plasmaärmere helle Hemisphäre die grösste Schädigung erfährt und sozusagen zuerst abstirbt, ist auch bei anderen abnormen äusseren

1) Ich ziehe jetzt die Fixirung mit heissem Formol (s. die vorige Arbeit; dies Archiv S. 174) bei weitem vor; sie erhält auch vollkommen die natürliche Pigmentirung. Das Eau de Javelle zerstört schliesslich das Pigment der Eier. Sehr hübsche Bilder erhält man damit, wenn die Einwirkung auf das Ei in dem Augenblick, in welchem die sonst von aussen nicht sichtbaren, von dichtem Pigment umgebenen Kerne und Spindelfiguren auftreten, unterbricht. Man hat so auch ein gutes Mittel, um an dem intakten Froschei die Richtung der Spindelaxen in dem Rindengebiet des Eies zu prüfen.

Bedingungen beobachtet. Roux[1]) und O. Hertwig[2]) beobachteten das Ausbleiben der Theilungen in der dotterreichen Hemisphäre bei überreifen Eiern; ich konnte dies häufig bestätigen. O. Hertwig hat dieselbe, an meroblastische Eier erinnernde Erscheinung auch noch in anderen Fällen gesehen und abgebildet, so nach Einwirkung von Kochsalzlösungen bestimmter Concentration[3]), sowie nach Beeinflussung des Eies durch abnorme Temperaturen[4]). Auch die Einwirkung der Centrifugalkraft führt nach O. Hertwig zu entsprechenden Bildern[5]), indem hier die Centrifugalkraft stärkere Sonderung der schweren und leichten Eisubstanzen veranlasst.

In den bisher beschriebenen Fällen führte die Beschränkung der freien Bewegung des Eies in seinen Hüllen zu einem nachträglichen und schnell eintretenden Zerfall der eben erst entstandenen Zellstruktur. Dieser Zerfall wird, wie die experimentelle Prüfung lehrt, einzig und allein durch die künstlich erzeugte hochgradige Reibung bez. Fixirung der Rindenpartikel des Eies in der Innenfläche der Hüllen verursacht. In weiteren Fällen von erhöhter Zwangslage greift die Zerstörung eben erst gebildeter Zellstruktur auch auf die obere Fläche über. In solchen Fällen wird in der Regel die Bildung der Furchungshöhle ganz unterdrückt. Ein Durchschnitt durch das Centrum einer Morula in der Richtung der Eiaxe ist in Abb. 6 sichtbar. Das Ei war nach 4 Minuten dauernder Quellung der Hüllen mit dem hellen Feld nach unten 11 Stunden nach Befruchtung der feuchten Kammer entnommen und in Chromessigsäure conservirt worden. Die obere Fläche ist ein wenig abgeplattet. Man sieht, dass sowohl an der hellen als auf der dunklen Hemisphäre ein Rindengebiet sich findet, in welchem die vorher bestandenen Zellgrenzen undeutlich geworden oder ganz verschwunden sind. Im Bereich der dunklen Hemisphäre setzt sich der in Folge der Zwangslage

1) Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen etc. Virchow's Archiv Bd. 64.

2) Urmund und Spina bifida. Dies Archiv Bd. 39.

3) Die Entwicklung des Froscheies unter dem Einfluss schwächerer und stärkerer Kochsalzlösungen. Dies Archiv Bd. 34.

4) Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Rana fusca und Rana esculenta. Dies Archiv Bd. 51.

5) Beitrag 4 zur experimentellen Morphologie und Entwicklungsgeschichte. Dies Archiv Bd. 53.

zerstörte Zellmantel durch eine unterbrochene Linie von den inneren Zellen deutlich ab. Noch deutlicher wird der Einfluss der aufgehobenen freien Beweglichkeit des sich entwickelnden Eies aus den in Abb. 7 und 8 wiedergegebenen Fällen. Auch hier ist die Bildung des Blastocoels unterblieben, und ein besonders auf der dunklen Hemisphäre hervortretender Mantel zerstörter Theilungen deckt die im Innern des Eies gelegenen scharf durch die Grenzlinie *g* abgegrenzten Zellen. Dass es sich wirklich um einen Untergang vorher bestandener Zellstruktur handelt, ergiebt sich zweifellos sowohl aus der Verfolgung des lebenden Eies, als auch daraus, dass in vielen Fällen Reste von Zellgrenzen und die pigmentfreien Kerne noch sichtbar sind. Die beiden Eier (der Abb. 7 und 8) waren nach 2 Minuten dauernder Quellung der Hüllen bis zu dem vorliegenden Stadium mit nach unten gerichtetem hellem Feld in der feuchten Kammer entwickelt. Die Abbildung 8 zeigt deutlich die schmale, von der hellen auf die dunkle Hemisphäre übergehende, im Bild 1 mm breite und bei äusserlicher Betrachtung des ganzen Eies rein weisse Zone, die ich als Zone des Dotterdurchbruchs bezeichne.

Die beschriebenen Durchschnitte der wirklichen Zwangslageneier lehren uns also: Die abnorme Fixation des Eies in seinen Hüllen verhindert die normale Zelltheilung und zerstört sie da, wo sie bereits glücklich erreicht war. Ueber die Ursache dieser Erscheinung möchte ich folgendes hinzufügen. Das Leben in der Zelle und deren Theilung ist fortwährende Bewegung in der Zell- und Kernsubstanz. Sie ist einer bestimmten, mit dem Mikroskop nachweisbaren Gesetzmässigkeit bis zu einer gewissen Grenze unterworfen und kann nur bei normalem Ablauf der Bewegung zu normalem Aufbau des Organismus führen. Die Bewegungsvorgänge können denen in einer von Menschenhand erbauten complicirten Maschine verglichen werden. Wie in dieser durch Hemmung eines einzelnen Rädchens oder Hebels an irgend einer Stelle das Ganze ausser Funktion gesetzt wird, so auch, wenn wir an dem Zellorganismus die freie Bewegung der Partikel an einer Stelle störend beeinflussen. Hier aber stockt nicht nur die weitere Bewegung, wie in der gestörten Maschine, sondern auch bereits durch die Bewegung Erbautes stürzt infolge der labilen Struktur des kunstvollen Gebäudes für immer wieder

zusammen. Bei nochmaligem Anblick der Abbildung 8 möge sich der Leser über diese Thatsache klar werden. Sie giebt wohl noch manches zu denken.

Die mit Hülfe der Pflüger'schen Zwangslage erhaltenen Resultate habe ich nun auch während mehrerer Laichperioden mit der von Roux, Pflüger, Born, O. Hertwig und mir angewandten sogenannten „Plattenzwangslage", d. h. an Eiern geprüft, die zwischen horizontalen oder vertikalen Glasplatten comprimirt und dadurch, wenn auch in Wasser entwickelt, in ihrer Beweglichkeit in dem Perivitellin gehemmt werden. War ich doch, als ich vor 5 Jahren die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Rana beschrieb, davon ausgegangen, die uns hier beschäftigenden Fragen mit der Plattenzwangslage prüfen zu wollen. Mit der Angabe einzelner, meinen zahlreichen Aufzeichnungen entnommener Versuche will ich hier aber den Leser nicht noch einmal behelligen, da die Resultate, welche mit dieser Methode zu erhalten sind, genau mit denjenigen übereinstimmen, die man mit der Pflüger'schen Zwangslage erhält.

Bei der Plattenzwangslage, bei der es sich empfiehlt, zwischen 2 Platten immer nur ein Ei zu comprimiren, ist zu unterscheiden:

1. Geringe Compression, die sich vorwiegend auf die Hüllen der Eier erstreckt. Das Ei bleibt dann drehfähig, entwickelt sich gut weiter und führt zu einem normalen und normal gelagerten Embryo. Die normalen Rotationen des Eies zur Zeit der Gastrulation werden ausgeführt.

2. Stärkere Compression, sodass das Ei deutlich abgeplattet wird. In diesem Fall ist genau entsprechend dem, was oben bei der Pflüger'schen Zwangslage ausführlicher dargethan wurde, folgendes zu constatiren. Wird die Zwangslage der Eier durch Drehung der das Ei einschliessenden Platten, wobei das helle Feld nach oben zu liegen kommt, von dem Stadium der Morula an geprüft, so ist es nicht schwer, sich an genügendgrossem Material zu überzeugen, dass gerade bei denjenigen Eiern, welche durch sehr langsame Rückrotation gelehrt haben, dass sie nicht in Zwangslage sind, die „typische" von den Vertretern der Anlage des Medullarrohrs auf der hellen Hemisphäre für ihre Auffassung herangezogene Bewegung des Urmunds über die untere Hemisphäre erfolgt. Bei der Plattenzwangslage

erfolgt die „Bewegung“ des Urmundes, wie sie von O. Hertwig beschrieben und gegen mich im Roux'schen Sinne verwerthet worden ist [1]), in noch viel eklatanterer Weise, als bei den technisch schwieriger zu behandelnden Pflüger'schen Zwangslageneiern. Freilich liegt das Medullarrohr dann unten, aber nicht in Folge des „Herabwachsens“ der seitlichen Urmundränder, sondern in Folge einer Totalrotation des Eies, wie auch hier wiederum das folgende lehrt.

3. Bei dem dritten Compressionsgrad liegt das Ei wirklich fest. Diesen Zustand haben alle bisherigen Beobachter, ebenso wie den entsprechenden bei Pflüger'scher Zwangslage, nicht geprüft bezw. gewürdigt. Man dreht die zwischen entsprechenden Platten bis zu hochgradiger Abplattung comprimirten und anfangs mit der hellen Hemisphäre nach unten gerichteten Eier zur Zeit der Morula so, dass die helle Hälfte jetzt oben liegt. Hat sich das Ei bis zum Auftreten des Urmundes nicht zurückgedreht, so kann man unter entsprechender Controlle und Einzeichnen des Urmundstandes in Schemata sich ohne Mühe überzeugen, dass der Urmund vom Augenblick seiner Entstehung an bis zur Bildung des winzigsten Dotterpfropfes unverrückt liegen bleibt und keine oder keine nennenswerthe Verschiebung über die Eioberfläche erfährt, vorausgesetzt dass man, was bisher nicht geschehen, in genügender Weise sich versichert hat, dass wirklich feste Zwangslage besteht. Hierbei macht man dieselben Beobachtungen wie sie oben bei den festen Pflüger-schen Zwangslageneiern beschrieben wurden: Die Entwicklung ist verlangsamt und stockt vom Schluss der Gastrulation an oder schon früher. Die Eier brauchen aber nicht abgestorben zu sein, wie die Weiterentwicklung lehrt, wenn man nach 24 stündiger Unterbrechung der Entwicklung den Plattenzwang aufhebt.

Ich will noch hinzufügen, dass man, um sich von dem Gesagten zu überzeugen, am besten folgendermaassen verfährt:

Man nimmt nach früher von mir beschriebenen Angaben [2]) ein grosse Menge quadratischer Platten, von denen je zwei mit vorher bestimmtem Plattenabstand von 1,65—1,30 mm verwendet

---

1) Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Dies Archiv Bd. 42.

2) Archiv für Entwicklungsmechanik Bd. I, S. 271.

werden, z. B. 30 Platten von 1,65 Abstand, 30 von 1,45, 30 von 1,35 [1]), sodass man, da der Durchmesser der Eier variirt, nachher einigermaassen sicher ist, gute Zwangslageneier zu haben. Die Eier werden nach Ankleben auf dem Glas und Befruchtung 30—45 Minuten in Wasser gelegt, damit sie Normalstellung gewinnen und dann comprimirt, wobei eine Verschiebung des Eies zu vermeiden ist. Durch derartiges systematisches Vorgehen mit verschiedengradigem Plattendruck erhält man also dieselbe Uebersicht, wie bei dem auf die obige Weise erhaltenen verschiedenartig gesteigerten Quellungsgrade der Hüllen.

5. Zusammenfassung und Schluss.

Zum Schluss fasse ich zusammen und füge noch einige Bemerkungen hinzu:

1. Durch bestimmt regulirten Quellungsgrad der Eihüllen von Rana fusca wird nachgewiesen, dass durch die vollkommene Aufhebung der Drehfähigkeit, d. h. der Fähigkeit des Eies, den normalen Verlauf der durch seinen „Gestaltungstrieb" bedingten inneren Substanzumlagerungen durch entsprechende Totalrotationen nach dem Gesetz der Schwere zu ermöglichen, — das Ei früher oder später unter typischen Erscheinungen abstirbt. Nicht nur wird die Theilung an dem protoplasmaärmeren unteren Eipol gehemmt, sondern auch bereits vollzogene Zelltheilungen werden schnell in der ganzen Peripherie des Eies wieder zerstört. Jene tief in der ganzen Entwicklung begründete „Drehfähigkeit" ist nichts anderes als die Fähigkeit des wachsenden thierischen Organismus, wenn er aus seiner durch die Wirkung der Schwere bedingten typischen stabilen Gleichgewichtslage gebracht wird, immer wieder in diese zurückzukehren. So wie es „die erste Sorge" (Julius von Sachs) der wachsenden Keimpflanze ist, eine bestimmte Stellung gegenüber der Gravitationswirkung einzunehmen, so ist das Gleiche auch die erste Sorge des befruchteten Froscheies und vieler anderen Eier, indem sie sich durch Ausstossung des Perivitellins jene Stellung sichern. Jene Sorge wird bei den wachsenden Pflanzen Geotropismus genannt. Es besteht kein Grund, dieselbe Fähigkeit nicht auch bei dem wachsenden thierischen Ei bez. Embryo als

1) Der Plattenabstand wird mit dem Diamant auf der die Glasleisten tragenden unteren Platte vermerkt.



Geotropismus zu bezeichnen. Der Unterschied ist nur ein gradueller, indem das Ei bez. der Embryo, aus der Normalstellung gebracht, meist viel schneller als die Pflanze jene Lage wieder gewinnt. Da die Aufhebung der stabilen Gleichgewichtslage oder, wie ich es auch genannt habe, die abnorme Schwerewirkung das Ei tötet, so ist die stabile Gleichgewichtslage für die Entwicklung des Froscheies unbedingt nöthig. Der „Führer der Entwicklungsmechanik“ sollte füglich diesen wirklich „entwicklungsmechanischen“ Satz anerkennen; wenn aber auch nicht, so ist dies kein Grund für mich, dass ich ihn nicht von neuem als ersten Hauptsatz jener „Mechanik“ bezeichne.

Ich habe mit Hülfe des nach meinen Angaben gebauten, mit Wasserkraft zu treibenden grossen Klinostaten nachgewiesen[1]), dass das vor 25 Jahren angestellte Rotationsexperiment von Roux, bei welchem dieser Autor die Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere auf das Froschei annahm, ganz ungeeignet war, diese Frage zu entscheiden. Da Roux aber seinen Versuch retten zu können glaubt[2]), muss ich hier nochmals auf die Frage eingehen. Roux sagt: „Wenn die Angabe Schultze's, dass meine Froscheier[3]) in Folge der Wirkung der Schwerkraft die Drehung des Apparates durch entgegengesetzt gerichtete Drehung um eine wagrechte Axe ausgeglichen hätten, richtig wäre, dann würden beim Anhalten des Apparats nach einer Anzahl von Umdrehungen alle Froscheier bei der Besichtigung ihren schwarzen Pol nach oben gewendet dargeboten haben.“ Ich bedauere, nicht deutlich genug gewesen zu sein. Nirgendwo habe ich behauptet, dass bei dem unzureichenden Versuch von Roux seine Froscheier sich in obiger Weise verhalten hätten. Die Wahrheit kann man freilich nur an einem gut construirten Apparate und dann sehen, wenn man, wie ich es gethan habe, die Eier bei fixirter Hülle mit dem Wasser, in dem sie sich entwickeln, rotirt und die Eier während der Rotation fortwährend beobachtet. Sobald man aber eine Anzahl Eier in nasse Watte stopft, dann rotiren lässt und nach einiger Zeit wieder auspackt, dann kann man freilich keinen

1) Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Gent. 1897.

2) Bemerkungen zu O. Schultze's neuen Rotationsversuchen an Froscheiern. Arch. f. Entwicklungsmechanik V. Bd. 1897.

3) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

Einblick in die Bewegungen gewinnen, welche in einer Hülle bewegliche Eier mit excentrischem Schwerpunkt ausführen, wenn man die Eier in der fixirten Hülle langsam ohne Centrifugalwirkung um eine horizontale Axe gleichmässig sich bewegen lässt. Ueber diese Bewegungen, die ich sowohl an den Eiern als an Kugeln mit excentrischem Schwerpunkt, die in einer dichtanliegenden mit Honig eingeschmierten Glashülle rotirbar waren und in der fixirten Hülle an dem verticalen Rad rotirten, habe ich a. a. O. ausführlicher berichtet. Dass in dem Roux'schen Experiment nach dem Auspacken die Eier alle möglichen Richtungen zeigten, habe ich nie bezweifelt. Diesen Effekt hätte ich nachahmen sollen, rathet mir Roux. Diesen Effekt habe ich sofort erhalten, als ich nicht systematisch vorging, und dann habe ich ihn vermieden, denn ich sah, wie die Eier vermöge ihrer immer etwas variirenden Drehfähigkeit in ihren Hüllen in verschiedener Weise auf die richtende Wirkung fortwährend reagirten und in den Hüllen derart ungleichmässig an dem rotirenden Rad verlagert wurden, dass sie naturgemäss bei Anhalten des Apparates ihre Eiaxen in verschiedener Richtung gestellt zeigten. Indem also Roux in Bezug auf sein „Experiment" sagt: „Für die Hauptsache dagegen, für den Effekt, dass die dunklen Hemisphären nach verschiedenen Seiten gewendet waren, stehe ich ein", stimme ich ihm vollkommen bei — auch ich stehe gern dafür ein.

Wenn es nun auch sehr wohl denkbar und ausführbar ist, eine kurze Zeit lang durch geeignete Versuchsanordnung die Rotation des Rades so einzurichten, dass sie die Drehung des Eies in der fixirten Hülle compensirt, und dann also zeitweise von einer Wirkung der Schwerkraft in der Richtung der Eiaxe keine Rede ist, so ist dies schon wegen der von Stadium zu Stadium ausserordentlich verschiedenen Drehfähigkeit des Eies in seinen Hüllen nicht möglich. Denn jedem Grade der Drehfähigkeit müsste bei der Rotation an dem Rade eine bestimmt angepasste Umlaufsgeschwindigkeit des Rades entsprechen. Aber selbst wenn dies möglich wäre, so wäre damit doch nur eine zeitweise Ausschaltung einseitiger Schwerewirkung als unschädlich erwiesen; das besonders zu beweisen wird aber wohl niemand ernstlich verlangen.

Sowohl die Pflanze als auch das Thier sind während der Entwicklung und im ausgebildeten Zustand — wenn auch nicht

fortwährend [1]) — an einen typisch gerichteten „normalen" Einfluss der Schwerkraft gebunden, und bei eine gewisse Dauer überschreitender Aufhebung dieser normalen Gravitationswirkung geht der Organismus zu Grunde. — Ich will hier einschalten, dass es mir gelang, auch an den im Wasser sich entwickelnden Eiern von Rana fusca die normale Gravitationswirkung durch eine abnorme zu ersetzen. Es gelingt nämlich, die Zwangslage an sich furchenden Eiern innerhalb der normalen, im Wasser liegenden Laichballen herzustellen, dadurch dass man die Eier aus der stabilen in die labile Gleichgewichtslage bringt. Dreht man zur Zeit der vorgeschrittenen Furchung geeignet geformte Laichballen, die vorher ruhig gelegen waren, vorsichtig im Wasser um 180° um, so drehen sich die Eier natürlich um so langsamer zurück, je weniger der Winkel der Drehung von 180° abwich. Meist beträgt diese Abweichung von 180° nach Drehung der Laichballen nur wenige Grade oder vielleicht auch nur Zehntel eines Grades. Manche Eier, meist sehr wenige, drehen sich erst nach Stunden zurück, und meist kehrt schliesslich kein Ei mehr das Helle nach oben. Es gelingt aber bei wiederholten Versuchen und Vermeidung von Erschütterungen, dass einige Eier, manchmal auch eine grössere Menge, gleichsam auf dem Kopf, also in labiler Gleichgewichtslage stehen bleiben. Diese Eier sterben. Die Dotterzellenmasse sinkt von oben in die Furchungshöhle hinein, das Ei schrumpft, der Urdarm bleibt spaltförmig; der natürlich nach oben gerichtete Dotterpfropf wird von aufgewulsteten Lippen umfasst (s. Abb. 9 Taf. XII), es entwickeln sich schlechte Medullarwülste, die sich meist nicht schliessen, kein Haftorgan tritt auf, und der Embryo geht zu Grunde.

Während der Entwicklung wird die Möglichkeit der stetigen normalen Schwerewirkung auf die verschiedenste Weise erreicht. Die Eier und Embryonen sind in Perivitellin, Schleim, Eiweiss, Liquor amnii u. dgl. eingeschlossen; sie schweben im Wasser oder schwimmen oben darauf; sie werden durch Flimmerung des sie bergenden Kanales befähigt, die entsprechende Lage zu gewinnen. Bei Eiern, die bei intrauteriner Entwicklung durch Fixation an der Uterinwand für ihre Ernährung sorgen, erfolgt die Ver-

---

1) z. B. nicht bei zeitweise in Wasser künstlich in Rotation versetzten Eiern.

wachsung, um die freie Entwicklung des Embryo zu ermöglichen, in der Umgebung der Embryonalanlage. Tritt sie aber ausnahmsweise, wie in dem Ei der Nager, an der Stelle der Area embryonalis selbst ein, so verlangt die Freiheit der Entwicklung[1]) nachträglich Ablösung der Area embryonalis, was hier durch zu Liquor amnii werdende Flüssigkeitsbildung ermöglicht wird.

2. Eier mit hochgradiger Zwangslage und nach unten gerichtetem hellem Pol können das Ende der Gastrulation erreichen, entwickeln aber niemals Medullarwülste. Sie lehren, dass die dorsale Urmundlippe keine Verschiebung über die Oberfläche des Eies erfährt. Das Medullarrohr entwickelt sich in Uebereinstimmung mit meinen früher auf Grund der Beobachtungen an Eiern mit natürlichen Lokalisationsmarken gemachten Angaben, nicht auf der hellen Hemisphäre. Das Keimmaterial für das Centralnervensystem liegt vielmehr oberhalb der dorsalen Urmundlippe. Die Angabe, dass mit hellem Feld nach unten in Zwangslage aufgestellte Eier beweisen, dass das Centralnervensystem auf der hellen Hemisphäre entsteht, ist irrthümlich, denn feste Zwangslageneier bilden erstens überhaupt keine Medullarwülste, und zweitens beweisen feste Zwangslageneier gerade das Gegentheil von dem, was die Vertreter der obigen Angabe beweisen wollten, dass nämlich der Urmund sich nicht verschiebt. Ist aber die Zwangslage nicht ganz fest, dann kommt es zur Bildung des Centralnervensystems, das dann allerdings in vielen Fällen unten liegt, aber nicht unten gebildet ist. Der Embryo legt sich in seinem Zwange eine Zeit lang auf den Rücken, statt auf den Bauch.

Die angebliche Anlage des Medullarrohrs auf der hellen Hemisphäre hat Roux noch durch Anstechversuche des Eies zu stützen gesucht. Auch ich habe eine grosse Menge solcher Versuche gerade mit Bezug auf die vorliegende Frage unter den nöthigen Cautelen gemacht (theils mit heisser, theils mit kalter Nadel). Sobald man sich durch Befreiung des operirten Eies aus seinen Hüllen mit der heissen Formolfixirung überzeugt, dass der Defekt noch in der Eioberfläche fixirt ist, kommt man zu Resultaten, die durchaus mit der festen Lage der dorsalen Ur-

---

1) s. meine Neubearbeitung des Grundrisses der Entwicklungsgeschichte von A. Kölliker. 1897 S. 106.

mundlippe in Einklang zu bringen sind. Man gewinnt auch hier, wie leider in so vielen anderen Fällen, die Ueberzeugung von der durchaus subjektiven Deutung, die Roux seinen experimentellen Resultaten giebt. Ich werde, da mich mein Beweismaterial noch nicht völlig befriedigt, demnächst auf diese Frage zurückkommen, Nach meinen Versuchen ist es mir sehr wahrscheinlich, das das Material für das Medullarrohr oberhalb der dorsalen Lippe in der Mittellinie zur Zeit der Gastrulation auf einem relativ kleinen Raum zusammengedrängt liegt, doch möchte ich mich hierüber noch nicht ausführlich äussern. Roux hat noch einen dritten Beweis für die seinen „ersten festen Grundstein unserer Kenntniss von den Vorgängen der Entwicklung", dass „die Gastrulation des Frosches durch bilaterale Epibolie und Concrescenz auf der Unterseite des Eies erfolgt". Das ist die angebliche Verhinderung des Herabwachsens der im Aequator des Eies angelegten Medullarwülste bei weit offen bleibendem Urmund, die zur Asyntaxia medullaris führt. Die Missbildung ist mir wohl bekannt, ebenso aber auch eine andere, die auch von O. Hertwig[1]) beschrieben und abgebildet ist. Bei dieser nach Einwirkung von Kochsalzlösungen entstehenden Missbildung wird gleichfalls das helle Feld nicht überwachsen; der Urmund bleibt sichelförmig, und doch liegt das Medullarrohr oberhalb der Urmundlippe auf der dunklen Hemisphäre, genau so, als ob die Gastrulation abgelaufen wäre (s. z. B. die Abbildung 5 von O. Hertwig auf Tafel XXI). Doch es ist nach meiner obigen langen Begründung ohne grossen Werth, hierauf näher einzugehen, um so mehr, als wir es mit Missbildungen zu thun haben und bei der noch geringen Differenzirung des Zellmaterials die eine Zellgruppe Leistungen einer andern übernehmen kann.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII.

Die Abbildungen 1—8 sind von Eiern von Rana fusca gewonnen, die infolge mangelhafter Quellung der Hüllen in fester Pflüger'scher Zwangslage mit dem hellen Feld nach unten sich entwickelten.

Fig. 1. Ei, wenige Stunden nach der Befruchtung in der Ansicht von oben.

---

1) Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 44.

Fig. 1a. Dasselbe Ei in der Ansicht von unten. Im Bereich des hellen Feldes ist eine scharf begrenzte, auf durch die Zwangslage bedingten Durchbruch des weissen Dotters zurückzuführende Stelle aufgetreten.

Fig. 2. Ei des Morulastadiums in der Ansicht von oben.

Fig. 2a. Dasselbe Ei von unten gesehen. Der „Dotterdurchbruch“ ist weiter fortgeschritten, und an der hellen Hemisphäre ist nur die Kreuzfurche zu sehen.

Fig. 3 und 3a. Wie 2 und 2a, doch greift der Durchbruch auf die obere Hemisphäre über und auf der unteren Hemisphäre (3a) sind fast gar keine Zellgrenzen vorhanden.

Fig. 4. Durchschnitt durch das Centrum des Eies 3 in der Richtung der Eiaxe. (Die Zellen sind unnatürlich gelockert infolge der Einbettung). Fehlen der normalen Theilungen an der unteren Hemisphäre.

Fig. 5. Weiter vorgeschrittenes Stadium mit kleiner Furchungshöhle und Beschränkung der Theilung auf die dunkle Eihälfte. 20 Stunden nach Befruchtung.

Fig. 6. Zwangslagenei, das 11 Stunden nach Befruchtung conservirt wurde. Die Bildung der Furchungshöhle ist unterblieben. Die vorher bestandenen Zellgrenzen sind im Rindengebiet infolge der Zwangslage wieder grösstentheils verschwunden.

Fig. 7. In diesem Ei ist infolge der Zwangslage ebenfalls die Bildung des Blastocoels unterblieben. Ein Mantel von nicht mehr in Zellen getheilter Eisubstanz bildet, durch eine scharfe Linie (*g*) von den centralen Zellen abgegrenzt, die Rindenschicht des Eies, besonders im Bereich der dunklen Hemisphäre.

Fig. 8. Aehnlich wie Abb. 7, doch tritt der durch die Zwangslage zerstörte Zellmantel noch deutlicher hervor. Auch findet sich auf der Oberfläche eine von der hellen Hemisphäre ausgehende schmale Rindenzone durchgebrochenen weissen Dotters, die bis auf die dunkle Hemisphäre heraufreicht; *g* wie vorher.

Fig. 9. Durchschnitt eines Eies in dem Gastrulastadium, das sich in labiler Gleichgewichtslage mit hellem Feld nach oben im Wasser entwickelte. Der Dotter ist in das Ei eingesunken. Der Urdarm ist eng, und von der Furchungshöhle ist nichts mehr zu sehen.

(Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.)

Zur Kenntniss des Nervenverlaufs in der Rückenhaut von Rana fusca.

Von

Dr. **A. Kühn.**

Hierzu Tafel XIV und 8 Figuren im Text.

Die Ottendorf'schen Untersuchungen[1]) über die Nerven der Rückenhaut von Rana fusca hatten sich unter Benutzung der Degenerationsmethode vorzugsweise mit dem Verlauf der Nervenstämme und ihrer Verzweigungen beschäftigt. Es erübrigte, die Verbreitungsbezirke einzelner Nervenfasern genauer festzustellen. Einen Beitrag zur Lösung dieser Frage versucht die vorliegende Abhandlung.

Das Studium des Faservernlaufs in der Froschhaut wird im Wesentlichen erleichtert durch eine von M. Nussbaum[2]) angegebene Behandlungsweise, die äusserst klare Bilder von dem Gesammtverlauf des Nervenstammes bis in seine kleinsten Verzweigungen und namentlich von den isolirt verlaufenden einzelnen Nervenfasern liefert.

Die Methode besteht in der Hauptsache in Macerirung der Rückenhaut des Frosches durch unter Umständen tagelanges Verweilen in 0,5—0,8 % Essigsäurelösung, wodurch eine vollständige Spaltung der Haut ihrer Fläche nach eintritt, so dass sich die Epidermis und die obere mit Chromatophoren versehene Schicht der Lederhaut von den tieferen Schichten der letzteren ablösen lässt. Die Methode ist ausführlich bei Nussbaum und Ottendorf beschrieben. Die Färbung der Nervenfasern geschieht durch

1) G. Ottendorf, Die Plexusbildung der Nerven in der Mittellinie der Rückenhaut einheimischer Frösche. Archiv f. mikrosk. Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 53. 1898.

2) M. Nussbaum, Ueber den Verlauf und Endigung peripherer Nerven. Verhandlungen der anat. Gesellsch. in Basel. 1895.

ca. 10 Minuten langes Einwirken von 0,1 % Ueberosmiumsäure, wodurch eine intensive, isolirte Braun- bis Schwarzfärbung des Nervenmarkes eintritt und dadurch bei der sonstigen Klarheit des Präparats ein Verfolgen der einzelnen Nervenfasern bis in die kleinsten markhaltigen Verzweigungen ermöglicht wird.

Durch die Entfernung der Epidermis und der äusseren stark pigmentirten Cutisschicht werden die durchbohrenden Nerven, welche diese Theile versorgen, im Präparat abgerissen. Man sieht somit ausser dem auf der Innenfläche der Haut verlaufenden Nervenplexus nur die Anfänge der durchbohrenden markhaltigen Nerven. Die Endverzweigungen in der Haut fehlen dagegen. Aber gerade dieser Umstand erlaubt die erhaltenen Nervenstrecken um so sicherer und eingehender zu verfolgen.

Zunächst stellte sich bei der Handhabung dieser Methode heraus, dass sich die einzelnen Froscharten in Bezug auf ihre Macerationsfähigkeit in Essigsäure verschieden verhielten; während sich die Epidermis bei Rana esculenta sehr schwer löste und oft Wochen dazu brauchte, war die Lostrennung der Schichten bei Rana fusca meist schon in 10—12 Stunden erfolgt[1]. Dabei gebrauchten jüngere Exemplare eine noch kürzere Zeit. Auch die Temperatur war von nicht unwesentlichem Einfluss. Im Allgemeinen gelten die eben geschilderten Verhältnisse für die Durchschnittstemperatur von 15° R.; höhere Temperaturen beschleunigten den Macerationsvorgang.

Im Anschluss an die erwähnte Arbeit von Ottendorff wurde zunächst das Verhältniss der Nervenfasern zur Mittellinie des Körpers berücksichtigt. Dass die Plexusbildung im Bereich der Mittellinie sich in Nichts von den lateralen Plexus unterscheidet, sondern auch hier in einer möglichst vollkommenen Anastomosirung der kleineren Verzweigungen besteht, ist von namhaften Autoren bereits erwiesen, womit die Krause'sche Anschauung, dass jede Nervenfaser, mit Ausnahme des N. opticus, auf der Körperseite endet, auf welcher sie das Centralorgan verlassen hat, hinreichend widerlegt erscheint. Den anatomischen Beweis hierfür erbracht zu haben, ist das Verdienst von M. Nussbaum.

---

1) Diese Froschart wurde daher ausschliesslich zu den Versuchen benutzt.

Was den speziellen Faserverlauf in der Mittellinie anbelangt, so sind darüber die Angaben noch sehr vereinzelt.

Derselbe wurde daher zunächst berücksichtigt. Bei der Untersuchung gesunder, auf obige Art behandelter Rückenhäute von Landfröschen war der Gedanke maassgebend, in dem auch auf der Mittellinie dicht vorhandenen Nervenplexus einzelne Primitiv-Fasern nachzuweisen, deren Verlauf sich von ihrem Abgang vom Hauptstamm der einen Seite über die Mittellinie herüber auf die andere Seite oder auch direkt bis in einen Hauptast der anderen Seite verfolgen liess. Trotz der mannigfachsten Anastomosen liess sich letzteres nun nicht anatomisch nachweisen, und zwar lag dies in der Hauptsache an dem Umstand, dass sich eine einzelne Faser wohl in einem 2—3 Faser dicken Nervenstrang auf längere Strecken verfolgen lässt, dass sie aber in einem dickeren Stamm bald von anderen Fasern überdeckt wird und sich dadurch weiterer Beobachtung entzieht. Dagegen fanden sich zahlreiche Fasern, welche auf mehr oder weniger grössere Strecken die Mittellinie überschreiten. Bevor dieselben in den Kreis der Besprechung gezogen werden, möge es mir gestattet sein, noch einmal zwecks leichterer Orientirung den makroskopischen Verlauf der in Frage kommenden Nerven zu berühren, wobei ich im Allgemeinen den auf die „Anatomie des Frosches von J. Ecker und R. Wiedersheim" sich stützenden Ausführungen Ottendorfs folgen möchte. Die untersuchten Nerven gehören zu den Rami cutanei dorsi mediales, welche von den Ganglien (IV—VII) aus dorsalwärts verlaufen, dann medialwärts über die zugehörigen Mm. intercrurales gehen und am medialen Rande des M. longissimus dicht neben der Mittellinie in caudaler Richtung die Fascia dorsalis durchbohren. Sie ziehen dann frei durch den dorsalen Lymphsack caudal- und lateralwärts, um erst nach längerem Verlauf an die Haut zu treten. In letzterer reichen sie meist seitwärts mit ihren Endverzweigungen bis an das dorsale Septum, dessen Ansatz an die Haut äusserlich durch die vom Augenwinkel caudalwärts ziehende Linie (Rückenwulst) bezeichnet ist. Zwischen diesen Rami dorsal. med. derselben Körperhälfte fanden sich nun mehrfach anastomosirende Primitivfasern, welche direkt von einem Stamm in den anderen zu verfolgen waren, und zwar desto leichter, je näher nebeneinander beide Nerven in die Haut treten. Da nämlich in der Vertheilung

der medialen Rückenhautäste sehr viele Varianten vorkommen, und sich zur Untersuchung hauptsächlich oben erwähntes Verhältniss eignete, so erforderte es viel Zeit und die Mühe, möglichst viele verschiedene Präparate zu durchmustern, um möglichst günstige Verhältnisse in obigem Sinne zu finden.

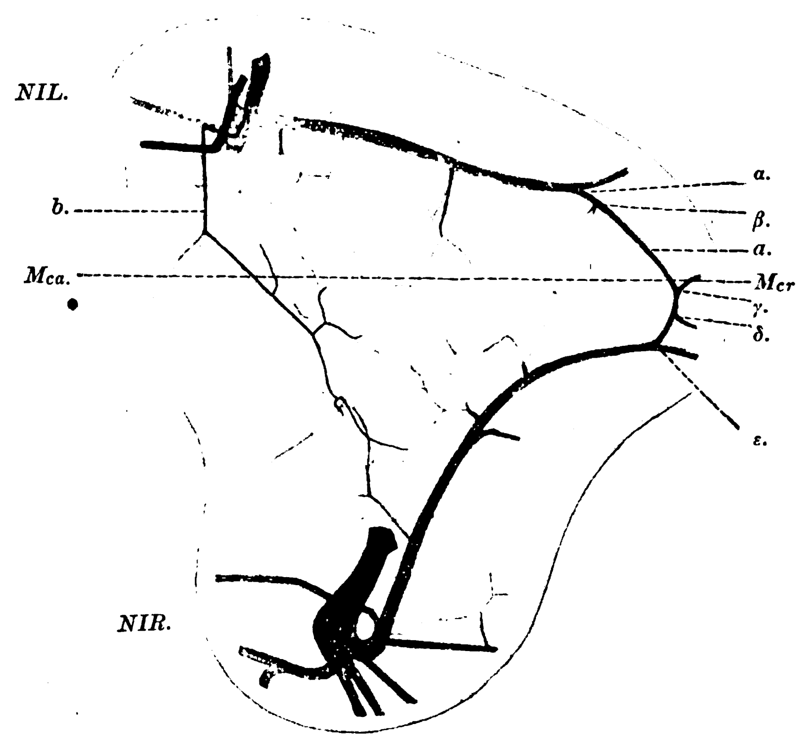


Fig. 1.

Was nun die Mittellinie anbelangt, so gelang es, in dem in Fig. 1. wiedergegebenen Präparat ein correspondirendes Paar von medialen Rückenhautästen zu finden, welche sehr nahe an der Mittellinie in die Haut eintreten und sich durch je einen cranialwärts abgesandten Ast über die Mittellinie mit einander verbinden.

Die Figur ist auf folgende Weise hergestellt:

Zunächst wurde das mikroskopische Bild in einer 26fachen Vergrösserung (Seibert Obj. 0a, Ocul. I) durch 6 Einzelphotographien zusammengestellt. Die Pause desselben wurde mit einem Pantographen (Storchschnabel) 3mal vergrössert; in dieses Bild

wurde der Verlauf der auf Fig. 1. mit *b* bezeichneten Faser eingetragen. Dann wurde noch einmal photographirt, und diese Photographie war zunächst zur Veröffentlichung bestimmt. Da sich aber herausstellte, dass die Copie zu dunkel und undeutlich wurde, wurde letztere noch einmal durchgepaust. Die mit Tusche und Feder behandelte Pause ist Fig. 1. In derselben sind nur die Nerven berücksichtigt, Pigmentzellen und Blutgefässe sind fortgefallen. Der Verlauf der Faser *b* ist tiefschwarz eingetragen.

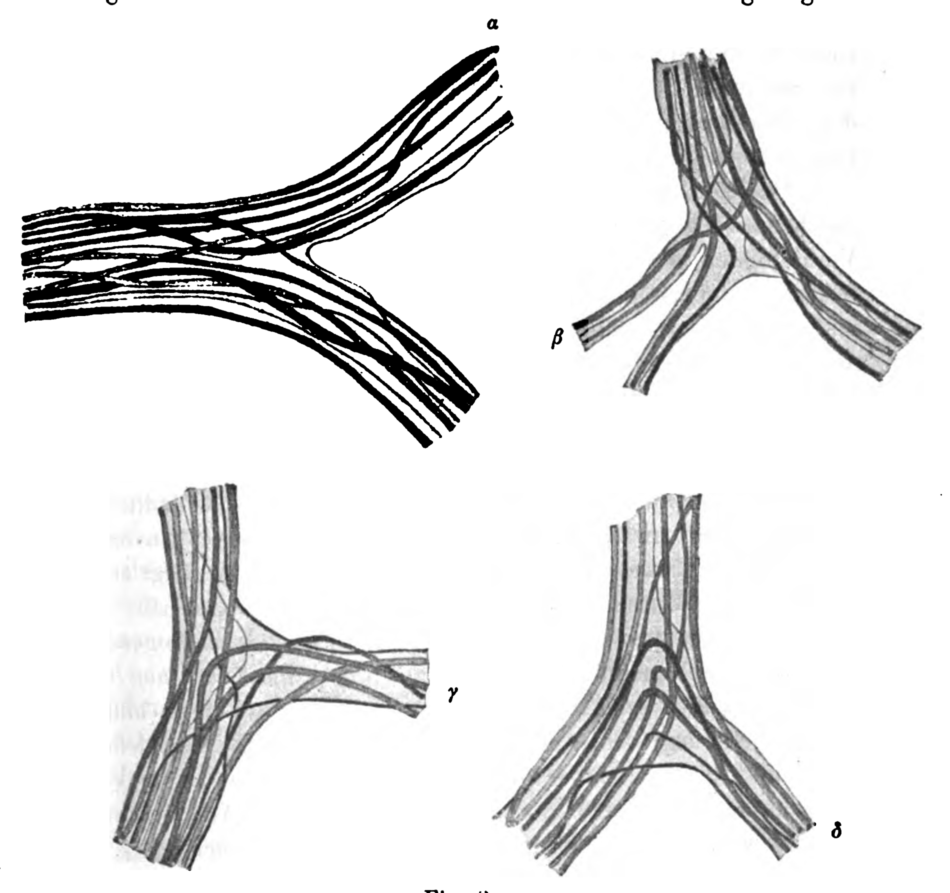


Fig. 2.
Die seitlichen Aeste der Brücke *a*.

Die Abbildung lässt zunächst die Plexusbildung zwischen zwei Nervi cutanei dorsi mediales über die Mittellinie hinüber erkennen. *NIL.* = Nerv. cut. dors. med. der linken Seite, *NIR.* = derselbe der rechten Seite. *Mca—Mcr* bezeichnet die

Mittellinie und zwar *Mca* die caudale und *Mcr* die craniale Richtung.

Die Mittellinie beeinträchtigt, wie ersichtlich, die Plexusbildung in keiner Weise. Dass auch direktere Anastomosen von einer zur anderen Seite bestehen, zeigt die mit α bezeichnete Brücke zwischen den beiden cranialen Aesten der Nervenstämme. Dieselbe gestattet einen reichlichen gegenseitigen Faseraustausch; da sich hier aber die einzelnen Fasern leicht verlieren, so lässt sich ein Uebergang von einer Seite auf die andere nur durch Untersuchung der von der Brücke abgehenden Seitenäste in Bezug auf ihren Faserverlauf feststellen. Diese Seitenäste sind in der Abbildung mit α, β, γ, δ und ε bezeichnet und ihr genauer Faserverlauf in Abbildung 2 wiedergegeben.

Derselbe ist mit Seibert's Obj. V, Oc. I vermittelst eines Zeichenprismas gezeichnet und entspricht genau den anatomischen Verhältnissen, soweit sie die neben einanderliegenden Fasern betreffen. Dagegen konnten die auf längere Strecken übereinanderlaufenden Fasern nicht berücksichtigt werden. Es giebt zunächst der linke Nervenast (*NIL.*) bei α den als Brücke bezeichneten Ast in Gestalt eines dicken etwa 12 Fasern starken Bündels ab. Die Theilung ist hier spitzwinklig, und sämmtliche Nervenfasern verlaufen in der Stammrichtung. An der nächsten Theilung (β) betheiligen sich nur die an der Innenseite des Bogens befindlichen feineren Fasern, während die dickeren in einer Stärke von ca. 8 die weitere Brücke bilden. Die folgende Theilung (γ) liegt etwa schon in der Mittellinie des Körpers. Der hier abgehende Ast wird in der Hauptsache schon von Fasern des gegenüberliegenden Nerven (*NIR.*) gebildet, wie man aus der Verlaufsrichtung der Fasern erkennen kann. Nur etwa 2—3 dünnere Fasern bilden die Betheiligung des von *NIL.* geschickten Astes. Es bleiben also zum Uebergang über die Mittellinie und zum weiteren Verlauf auf der rechten Seite noch ca. 6—8 Fasern. Aehnlich verhält es sich nun bei der letzten Astabgabe der Brücke (δ), an der sich *N.I.L.* ebenfalls nur mit ungefähr 2 feinen Fasern betheiligt, während die von der rechten Seite kommenden Fasern schon durch eine scharfe Knickung im Nerven (Brücke) selbst ihre Marschrichtung verrathen. Die Vereinigung bei ε geschieht in der gewöhnlichen Weise, auch laufen hier nur 1 oder 2 ganz dünne Fasern in der entgegengesetzten Richtung. Somit treten

von den 12 Fasern des linken Nerven noch etwa 5 Fasern in den Ast des rechten Ramus dors. med. ein und verlaufen in letzterem in der Richtung nach dem Hauptstamm. Die einzelnen Fasern ununterbrochen von einer Seite auf die andere durch die Brücke hindurch zu verfolgen, war, wie erwähnt, ausserordentlich schwer. Es gelang nur bei einer einzigen, sie von α bis ε zu verfolgen, die übrigen verliefen zu sehr über- und untereinander und entzogen sich daher einer weiteren Verfolgung. Auch diese eine Faser ging vor α und hinter ε bald in dem dichten Fasergewühl unter.

Um nun eine einzelne Faser auf längere Strecken verfolgen zu können, muss man sich an die schon von Ottendorf erwähnten dickeren und durch eine besonders gleichmässige Färbung ihres Marks ausgezeichneten Fasern halten, welche sich dadurch und durch ihren oft von dem übrigen Fasersystem vollkommen unabhängigen Verlauf besonders kenntlich machen.

Schon vor fünfzig Jahren hat J. N. Czermak[1]) den Verlauf der Nerven in der Rückenhaut des Frosches beschrieben und die Theilungen der dicken Fasern abgebildet. Man war aber zu jener Zeit noch so sehr in der Vorstellung über die Schlingenbildung der Nervenfasern befangen, dass Czermak dieser Auffassung vom Bau des Nervensystems nicht entgegentrat. Er überliess es vielmehr „Jedem, sich die Menge der möglichen Deutungen auszudenken" und wiederholte, „dass die direkte Beobachtung noch keiner derselben die Sanction der Wirklichkeit ertheilt hat" (pag. 264). Die Spaltung der Froschhaut, wie sie Czermak mit Hülfe der schon von ihm benutzten Essigsäure und der von ihm eingeführten nachträglichen Behandlung mit Sublimat genügte nicht, die Nerven weit genug zu verfolgen. Die Schwärzung der Nerven mit Ueberosmiumsäure in der gespaltenen Froschhaut giebt dagegen eindeutige Bilder. Die Fasern theilen sich, um alsdann in die Lederhaut aufzusteigen.

Von gleichem historischen Werth ist die Beobachtung der Structurverhältnisse an den Nervenfasern, die man später mit dem Namen der Ranvier'schen Einschnürung belegt hat. Czermak hat sie gesehen und abgebildet, hält sie aber, wie wir jetzt wissen, mit Unrecht für zufällige Verunstaltungen.

---

1) Müller's Archiv 1849, pag. 252, 271.

Diesen Nervenfasern soll daher im Folgenden besondere Aufmerksamkeit geschenkt werden.

Da mit den sensiblen Nerven der Haut sowohl die motorischen für Gefässe als auch für Drüsen und Muskeln verlaufen, so ist es schwer zu sagen, in welche Kategorie diese dicken Fasern gehören. Ihr gleichmässig charakteristisches Auftreten, ihr oft vollständig unregelmässiger Verlauf sprechen aber wohl für die Annahme, dass sie alle ein und derselben Kategorie angehören.

Ihr Verhältniss zur Mittellinie des Körpers ist in Figur 1. an der mit *b* bezeichneten Faser zur Anschauung gebracht. Dieselbe entspringt als dicke, tief dunkel gefärbte Nervenfaser aus dem ersten Rückenhautast der linken Körperhälfte (*NIL.*), überschreitet bald die Mittellinie, giebt auf der rechten Seite dann einige Aeste ab und gabelt sich schliesslich in 2 Endäste in beträchtlicher Nähe des Ramus dorsi med. der rechten Körperseite (*NIR.*).

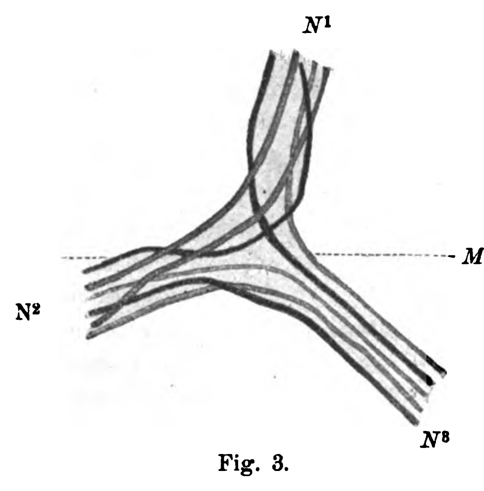


Fig. 3.

In demselben Präparat kommt es neben dem direkten Austausch von Fasern oft vor, was in der Abbildung nicht berücksichtigt werden konnte, dass auf dem in der Mittellinie liegenden Grenzgebiet fast alle kleineren Endverzweigungen, welche wegen ihres Durchtritts in die Epidermis abgebrochen erscheinen, Fasern von beiden Nervenstämmen enthalten. In andern Präparaten liessen sich sogar Fasern von 3 und 4 verschiedenen benachbarten Nerven in solchen Endästchen nachweisen. Es erhellt, dass auf diese Weise die Mittellinie ebenso wohl als alle übrigen Hautgebiete meist von mehreren verschiedenen Nerven versorgt wird, wie es auch Ottendorf in seiner Arbeit nachgewiesen hat. Die diesbezüglichen Ottendorf'schen Figuren fanden sich an vielen Stellen wieder und bedürfen daher nicht mehr einer eingehenderen Berücksichtigung.

Da in Fig. 1. und 2. Nerven in Betracht kommen, welche über die Mittellinie herüber mit einander communiciren, so sind hier die Verhältnisse noch ziemlich einfach. Anders ist es, wenn von einer Seite zwei oder sogar von beiden Seiten zwei Nerven ihre Fasern in der Mittellinie kreuzen lassen. Es ist dann nicht immer möglich, eine einzelne Faser auch nur annähernd genau durch das Fasergewirr des Knotenpunktes hindurch in den anderen Nerven zu verfolgen. Doch finden sich gelegentlich günstige Stellen, wie an einem Präparat von einem jungen gesunden Land-

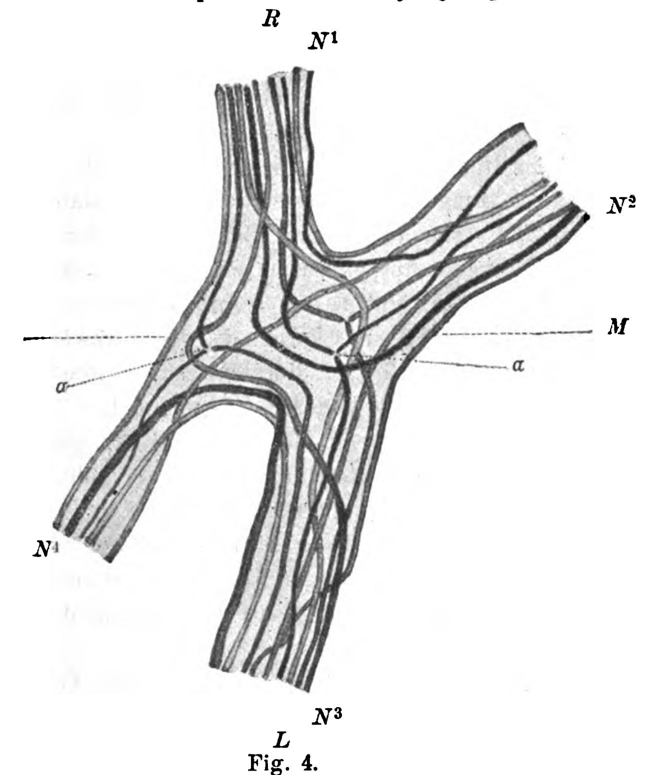


Fig. 4.

frosch, dem die Fig. 3. entstammt, welche einen Kreuzungspunkt direkt in der Mittellinie darstellt. Hier schieben sich Fasern, die aus einem auf der linken Körperhälfte befindlichen Ramus dors. med. stammen, an solchen von zwei rechts befindlichen Rückenhautästen vorbei. Die Figur ist in derselben Vergrösserung wie Fig. 2. (Seibert V, Ocul. I) ebenfalls vermittelst eines Zeichenprismas gezeichnet.

Man sieht, wie von und nach allen in Frage kommenden Richtungen die Fasern gehen, so dass ein möglichst vollkommener Faseraustausch erzielt wird. Noch deutlicher ist Fig. 4., der Knotenpunkt von 4 verschiedenen Nerven (zwei kommen von rechts, zwei von links), welcher ebenfalls direkt auf der Mittellinie liegt. Hier kommt der Umstand noch hinzu, dass sich viele Fasern direkt im Kreuzungspunkt theilen, um ihre Aeste nach entgegengesetzten Richtungen zu entsenden (*a*).

Während aber in Fig. 4. die dicken Nervenfasern im Nervenast selbst verlaufen und auch in ihren Theilungen sich nach den Theilungen des ganzen Astes richten, verlaufen sie an anderen Stellen oft vollkommen isolirt ohne Rücksicht auf das übrige Nervennetz.

Nicht selten sieht man diese Fasern z. B. plötzlich von der Verlaufsrichtung des Stammes, dem sie bis dahin angehörten, abweichen und dann auf eigener Bahn das Fasernnetz nach beliebigen Richtungen durchkreuzen. Durch Abgabe von Seitenästen, die theilweise enden, um sofort in höhere Cutisschichten aufzusteigen, theilweise sich vorher wieder verzweigen, wird ihr Versorgungsgebiet vergrössert, durch andere Seitenäste treten sie wieder in Beziehung zu anderen Faserbündeln, denen sie sich im Verlauf oft weitergehend anschliessen. So bilden sie nicht selten einen stark verästelten Faserbaum, der zehn, ja fünfzehn durchbohrende Aeste bilden kann.

An einem solchen günstig gelagerten Objekt lässt sich nun der ganze Verlauf einer einzigen Faser vom Stamme des Nerven bis zu den Stellen, wo ihre Aeste die Lederhaut durchbohren, verfolgen.

Man findet in Fig. 5. eine solche dicke Nervenfaser mit ihren Theilungen in ihrem Verlauf dargestellt. Sie liess sich von ihrer Trennung vom Stamm einer Ramus dors. medial. bis zu nahezu jeder Endigung der einzelnen Verzweigungen verfolgen und wurde mit einem Projectionsapparat in der Vergrösserung 1:26 aufgenommen. Der Uebersichtlichkeit halber ist sie etwas breiter als im natürlichen Verhältniss gezeichnet und hebt sich daher von dem in matter Farbe gehaltenen Nervenplexus, dem sie angehört, als schwarze Strichzeichnung scharf ab. Nervenplexus und dicke schwarz gezeichnete Faser sind topographisch völlig unabhängig von einander; die einzelne dicke Nervenfaser durch-

quert oft die Bahn der im Stamm mit ihr zusammenliegenden und auch weiter in Bündel geordnet verlaufenden übrigen Fasern. Die Theilungen der Faser — in der Figur unterbrochen gezeichnet, um das Fehlen des Marks an den Theilstellen anzudeuten — sind

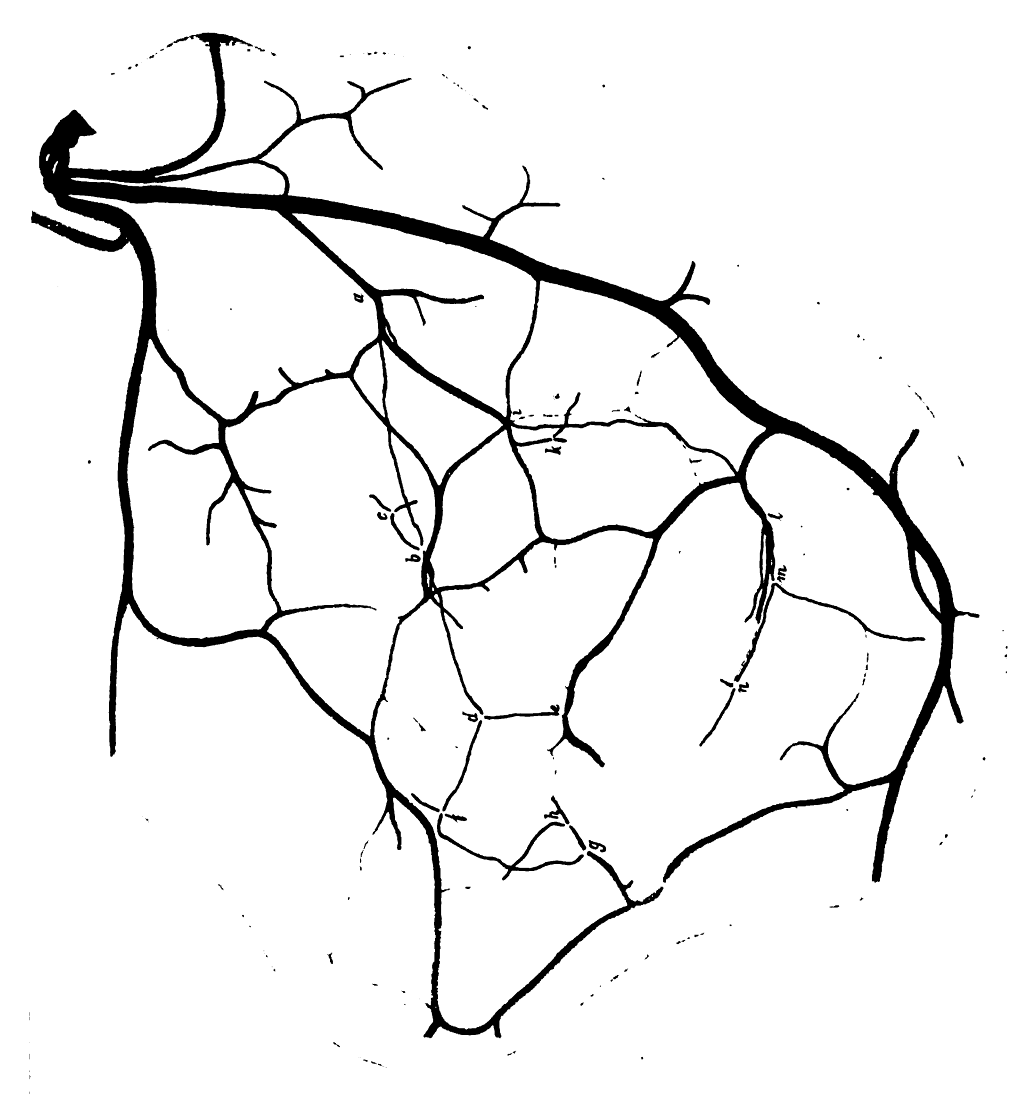


Fig. 5.

mit den Buchstaben *a* bis *n* bezeichnet. Das gesammte von dieser einzelnen Faser versorgte Gebiet, welches übrigens genau genommen erst bei der ersten mit *a* bezeichneten Theilung beginnt, ist etwa 2 □ mm gross, während die Entfernung von dem

mit *N.* bezeichneten die betr. Faser entsendenden Nervenstamme bis zu den letzten Endästchen derselben über 3 mm beträgt.

Noch dicht am Stamm springt diese Faser nun von einem kleineren Ast, mit dem sie vom Hauptstamm abgezweigt war, ab; geht dann über letzteren herüber in einen kleineren Seitenzweig, um ihn jedoch nach erfolgter erster Theilung (*a*) baldigst zu verlassen. Die Theilungen wiederholen sich später meist dichotomisch; nur ein einziges Mal findet eine Theilung in drei Aeste statt (*b*).

Im besonderen findet man überall denselben Modus der Theilung; der Art nämlich, dass sich der Axencylinder direkt in zwei Aeste spaltet und zwar innerhalb einer Ranvier'schen Einschnürung, so dass im mikroskopischen Bilde beide abgehenden Aeste gegen die Mutterfaser durch einen marklosen Zwischenraum, den Ranvier'schen Schnürring, abgesetzt erscheinen.

Im allgemeinen haben die Theilungen die Form eines Y, wobei der untere Schenkel die Hauptfaser bedeutet. Nicht selten findet man dagegen auch spitzwinklige, bei denen die beiden Tochterfasern eine kurze Strecke erst übereinander oder dicht nebeneinander verlaufen, um dann schliesslich in einem ganz spitzen Winkel auseinander zu gehen. Auch kommen Theilungen im stumpfen Winkel vor, so dass der eine Schenkel sich nach rückwärts wendet und nicht selten die Hauptfaser überquert.

Die in Fig. 5. wiedergegebene isolirte Faser hat nun nicht weniger als 14 Theilungen, in welchen alle diese verschiedenen Typen vertreten sind. Sie sind daher bei 305facher Vergrösserung (Seibert V, Oc. I) einzeln auf Taf. XIV, Fig. 6 *a—n* wiedergegeben. Auch diese Bilder sind vermittelst des Prismas mit möglichster Genauigkeit hergestellt. Die gewöhnlichste Art der Theilung in Y-Form findet sich hier bei *d, e, g, h, c* und *m*, mehr spitzwinklig bei *a, k, l,* und *b*. Letztere ist, wie schon erwähnt, insofern noch interessant, als sich hier die Faser in 3 Aeste theilt, von denen der im Bilde nach oben abgehende ausserdem nach kurzem Verlaufe eine Ranvier'sche Einschnürung aufweist. Auch sieht man hier, dass die abgehenden Aeste keineswegs immer gleich dick sind, sondern dass öfters ein dünnerer neben einem dickeren Ast aus derselben Faser entspringt.

Eine ähnliche Theilung in 3 Aeste, die mehr dem Typus entspricht, fand sich noch an einer anderen Stelle des gleichen

Präparats; hier sind alle 3 Schenkel Endfasern, welche nach kurzem Verlaufe die Haut durchbohren (Taf. XIV, Fig. 7).

Der Durchtritt durch die Haut geschieht bei diesen dicken Fasern auf dieselbe Weise wie bei den dünneren und weniger stark sich färbenden.

Sehr selten endigen sie in den tieferen Schichten der Cutis und können dann bis zum Verschwinden verfolgt werden. Dasselbe ist der Fall bei Fig. 6 c.

Da diesen Primitivfasern, wie schon oben erwähnt, vermuthlich eine besondere physiologische Funktion zukommt, so wäre die Art ihrer letzten Endigung in der Haut von ganz besonderem Interesse. Dieselbe bietet aber nach Fig. 6 c keine Besonderheiten, namentlich ist von etwaigen besonderen Endorganen nichts zu bemerken. Der eine Schenkel endet hier nämlich als stumpfer Kegel, während der andere nach Verlust seines Markes in einen feinen Faden übergeht, welcher sich noch mehrfach verzweigt und mit anderen ähnlichen Gebilden ein grobmaschiges Netz bildet.

Da die Faser von Fig. 5. sich bis in den Hauptstamm des Ramus dors. med. verfolgen lässt, so ist die Annahme wohl berechtigt, dass sich derartige Fasern auch durch die Wurzeln hindurch und vielleicht auch im Centralorgan auf noch längere Strecken erkennen lassen, ein Umstand, welcher zur Erkennung ihrer physiologischen Funktion von grosser Wichtigkeit wäre.

Die Klarheit des Präparats (Fig. 5) ermöglicht auch ein genaues Studium der Ranvier'schen Einschnürungen, namentlich was die Häufigkeit ihres Auftretens im Gesammtverlauf der Faser anbelangt, sowie ihre etwaigen Beziehungen zu den Theilungen. Dabei muss von den letzteren als spezifisch zukommenden Einschnürungen, wie sie in Fig. 6 *a*—*n* sichtbar sind, abgesehen werden, da sie im Ranvier'schen Sinne nicht gezählt werden können. Von Interesse ist zunächst, dass die Mutterfaser trotz ihrer Dicke und ihres ziemlich langen isolirten Laufs keine Einschnürung mit Sicherheit erkennen lässt. Erst das zwischen den Theilungen *a* und *b* befindliche Faserstück wird zwei mal in der Ranvier'schen Weise eingeschnürt, indem das Mark plötzlich zurücktritt, um nach kurzem Verlauf des freien, nur von der Schwann'schen Scheide bekleideten Axencylinders wieder aufzutreten. Die Einschnürungen treten dabei nicht mit einer gewissen Regelmässigkeit auf und scheinen in ihrer Lokalisation

an kein bestimmtes Gesetz gebunden zu sein. So hat z. B. die kurze Strecke *b—c* eine, die fast eben so kurze dritte bei *b* abgehende und frei endigende sogar 2 Einschnürungen, während beide bedeutend dünner sind als die übrigen und namentlich als die Fortsetzung des Hauptstammes, die Faser *b—d*. Letztere hat wieder trotz ihres langen Laufs nur eine Einschnürung, die allerdings durch ihre besondere Grösse auffällt.

Im weiteren Verlauf wiederholt sich die Erscheinung, dass zwischen zwei Theilstellen, welche nicht weit von einander entfernt sind, im Allgemeinen keine oder nur eine Einschnürung sich befindet, während längere Fasern meist davon zwei aufzuweisen haben.

Im Ganzen enthält der bei Theilung *a* abgehende obere Ast mit seinen Verzweigungen 12 Ranvier'sche Einschnürungen.

Aehnlich ist das Verhältniss bei dem hier nach unten abgehenden Ast; die besonders lange Strecke *i—l* hat 3 Schnürungen, die anderen halten sich in den eben erwähnten Grenzen, so dass im Ganzen im Verlauf dieses Astes 9 Einschnürungen zu zählen sind. Es hat also die ganze Faser von ihrem Abgang aus dem Nervenstamm bis zu den einzelnen Endigungen ihrer Verzweigungen nicht weniger als 21 Ranvier'sche Einschnürungen.

Vorliegende Arbeit ist im anatomischen Institut in Bonn ausgeführt. Herr Geheimrath von la Valette St. George stellte mir in liberalster Weise einen Arbeitsplatz zur Verfügung. Herrn Professor Nussbaum bin ich für die Anregung zu derselben, sowie für seine stetige gütige Unterstützung zu ganz besonderem Dank verpflichtet.

(Aus dem Röntgen-Cabinet der kgl. chirurgischen Universitäts-Klinik zu Bonn, Director Prof. M. Schede.)

Die Entwicklung des menschlichen Skelets bis zur Geburt.

Eine röntgographische Studie.

Von

Dr. **Peter Bade.**

Hierzu Tafel XV, XVI u. XVII und 20 Textfiguren.

Noch immer hat eine neue Erfindung der wissenschaftlichen Forschung neue Wege gewiesen, neue Ziele gesteckt. Eine neue Technik, die ein genialer Geist wie Golgi, Ramon y Cayal oder unser Weigert in die Wissenschaft einführten, veranlasste sofort eine grosse Zahl von fleissigen Forschern, mit dieser neuen Methode zu arbeiten. Die Folge war, dass dann meistens eine Revolution in unseren Anschauungen über den Bau von Organen oder Organelementen eintrat. Denken Sie an die Wandlungen, die die Lehre vom Baue der Nervenendigungen und der Gehirnganglienzellen, vom Vorkommen der elastischen Fasern erfahren hat!

Vor etwa 4 Jahren ist eine neue Technik, die Ossifikation zu beobachten, von dem genialen Röntgen gefunden worden. Aber hat diese neue Technik sich schon auf dem Gebiet des Embryologen und des vergleichenden Anatomen so allgemein eingebürgert, wie sie es verdiente? Nein, müssen wir sagen. Wenn wir die Literatur durchsehen, die in den „Fortschritten auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen“ am vollständigsten niedergelegt ist, so werden wir wohl finden, dass von den verschiedensten Seiten die Bedeutung der Röntgenstrahlen für die Ossifikation betont wird. So namentlich von französischen Autoren. Wir werden auch lesen, dass hin und wieder ein menschlicher Foetus, ein Mäusepaar, ein Frosch u. s. w. röntgographirt worden ist.

Aber von einer wirklich wissenschaftlichen Ausnutzung der Röntgenstrahlen in embryologischer Beziehung werden wir nichts ge-

wahr. Alle diese kleinen Mittheilungen sind meist nur als Spielereien von praktisch denkenden Röntgographen zu betrachten. Ranke in München hat das Verdienst, zuerst in rein abstrakt wissenschaftlicher Weise die Röntgenstrahlen bei der Beobachtung der Ossifikation angewendet zu haben. Er verfolgte an der Hand von Röntgogrammen die Ossifikation der Handwurzelknochen bis zum achtzehnten Jahre und berichtete über diese Forschung auf der 70. Naturforscherversammlung zu Düsseldorf. Ein Zweiter, der genau denselben Gegenstand mit genau derselben Methode bearbeitete, war Stabsarzt Dr. Behrendsen. Aber beide untersuchten nur Individuen nach der Geburt. Auf der Niederrheinischen Aerzteversammlung am 10. Juli d. J. wurde von mir ein Vortrag über die Ossifikation des menschlichen Fussskelets gehalten, und ich konnte etwa 60 Röntgogramme demonstriren, welche die Entwicklung der Fussknochen vom ersten Auftreten der Knochenkerne in den Metatarsalia bis zum 18. Lebensjahr in ununterbrochener Reihe zeigte. Weiter ist die Methode in wissenschaftlicher Weise auf die Ossifikationsvorgänge in menschlichen Embryonen noch nicht angewandt worden. Zwar liegen einzelne Mittheilungen und Röntgogramme von einzelnen Foeten wohl vor, aber an einer fortlaufenden Serie von Röntgogrammen ist meines Wissens die Ossifikation bei menschlichen Foeten noch nicht studirt worden. Und doch wie leicht ist die Methode zu handhaben und wie ungemein zuverlässige Resultate liefert sie! Wir haben den ganzen langen, mühseligen Entwicklungsgang des Härtens, Fixirens, des Einbettens nicht nöthig. Wir brauchen den Embryo nicht in Serienschnitte zu zerlegen und auch die einzelnen Schnitte nicht zu färben. Wir haben die mühevolle Arbeit des Reconstruirens der einzelnen Bilder zum Gesammtbilde nicht nöthig. Wir nehmen den Embryo wie er ist, legen ihn auf die lichtdicht abgeschlossene photographische Platte und setzen ihn für wenige Sekunden bis wenige Minuten je nach seiner Grösse und Dicke den Röntgenstrahlen aus. Dann behandeln wir die Platte wie jede gewöhnliche andere photographische Platte. So haben wir in relativ sehr kurzer Zeit ein Bild gewonnen, was uns mit positiver Sicherheit zeigt, wo im Embryo schon Knochenkerne vorhanden sind und wo noch nicht, wie beschaffen die Kerne sind in ihrer äusseren Form und wie in ihrer inneren Struktur. Wir können somit die Knochenentwicklung am

Foetus studiren, ohne ihn zu zerstören, wie es doch jede andere Methode thun muss. Wir können denselben Foetus noch zu weiteren wissenschaftlichen Untersuchungen benutzen. Darin liegt meines Erachtens der Hauptwerth der Röntgenstrahlen für die Embryologie. Sie zerstören das Objekt nicht, sondern sie schaffen uns ein naturgetreues Bild von der Anordnung des Skelets, ein Bild, das man zur Orientirung bei weiteren Untersuchungen sehr gut benutzen kann. Allein, ohne diese vergleichende, präparirende und histologische Untersuchung ist sie leider nur unvollkommen, da sie uns den Zusammenhang des Knochens mit seiner Umgebung nicht zeigt, da sie uns über die feinsten Strukturverhältnisse im Knochen selbst, über seine Ernährung, über seine Nervenversorgung nichts mittheilen kann. Aber dieser Mangel darf uns doch nicht abhalten, die Methode anzuwenden! Der Embryologe und der vergleichende Anatom wird sicher die ergänzenden Untersuchungen machen können. Mir jedoch, dem praktischen Chirurgen, ist dies nicht möglich gewesen, und so darf man meine Arbeit als keine vollendete ansehen, sondern nur als einen röntgographischen Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Skeletts.

I. Die Entwicklung des Axenskelets.

1. Die Wirbelsäule.

Es ist bekannt, dass die Wirbelsäule, bevor sie ihre Differenzirung in einzelne knöcherne Wirbel erfährt, zwei andere Phasen durchmachen muss, die der Chorda dorsalis und die der knorpeligen Wirbelsäule. Zu einer Zeit, wo sie noch in diesen Phasen sich befindet, kann man mit den Röntgenstrahlen natürlich nichts nachweisen. Wann zeigt uns nun zum ersten Mal das Röntgogramm Ossifikationspunkte in der Wirbelsäule? In welchem Abschnitt der Wirbelsäule treten diese Kerne zuerst auf, und in welchen Theilen eines Wirbels zeigen sie sich zuerst?

Diese drei Fragen können wir durch unsere Technik beantworten, denn überall, wo nur die geringste Kalkablagerung statt hat, markirt sich diese auf dem Röntgenpositiv durch einen scharfen dunklen Punkt.

Bei einem kleinen Foetus von 3,4 Centimeter Länge (siehe Taf. XV, Fig. 2), gemessen vom Kopf bis zum Steiss in gestreckter Lage, dessen Gewicht zwei Gramm beträgt, dessen Augen als kleine

Punkte angedeutet sind, dessen Mund sehr breit ist und bis zur Höhe des inneren Augenwinkels reicht, bei dem die Bauchwand schon geschlossen ist, die Extremitäten gut gegliedert sind, Zehen und Finger deutlich zu erkennen sind, kurz bei einem Embryo, dessen Alter wohl in die achte Woche zu stellen ist, sieht man in der Medianlinie des Körpers, dort, wo ein Ossifikationsschatten der Wirbelsäule auftreten müsste, noch nichts. Zu einer Zeit also, wo bereits in einzelnen Rippen breite Ossifikationszonen sind, wo die Clavicula als scharfer Schatten sich markirt, wo die langen Röhrenknochen der oberen wie der unteren Extremität schon knöchern angelegt sind, zu einer Zeit, wo im Unter- und Oberkiefer schon Kalkablagerung nachweisbar ist, sieht man von einer Ossifikation der Wirbelsäule noch nichts. Sie muss also später als in der achten Woche auftreten. Bei etwas ältern Foeten (s. Taf. XV, Fig. 3--5) sieht man dann in der Mitte zwischen der Medianlinie und der vertebralen Ossifikationslinie der Rippen beiderseits kleine schwarze Pünktchen auf dem Röntgogramm erscheinen, die im Bereich der Lenden- und Brustwirbelsäule gleich weiten Abstand von einander haben, im Bereich der Halswirbelsäule jedoch cranialwärts einen immer grösseren Abstand nehmen, so dass der Abstand der ersten Halswirbelossifikationspunkte etwa doppelt so gross ist, als der der Brustwirbel. Diese schwarzen Pünktchen deuten den Beginn der Ossifikation in den seitlichen Neuralbögen des Wirbels an. Es beginnt also die Ossifikation der Wirbel nicht in den Körpern, sondern in den Bögen. Wir können mit unserer Methode die durch andere Methoden gewonnenen Resultate bestätigen, denn in den Lehrbüchern der Entwicklungsgeschichte von Minot, Hertwig, Kölliker, Kollmann wird überall angegeben, dass die Ossifikation zuerst in den Bögen beginnt und erst später die Knochenkerne in den Körpern auftreten. Aber ist dieser Entwicklungsgang bei jedem Wirbel der verschiedenen Abschnitte derselbe? Treten z. B. auch am Lendenwirbel in den seitlichen Bögen eher Ossifikationskerne auf als in den Körpern? Auf diese Fragen antworten die genannten Autoren nicht.

Das Bild eines Foetus (s. Taf. XV, Fig. 5) von 7,1 Centimeter Länge und 23 Gramm Schwere, dessen Alter seinen äusseren Formen nach etwa in die zehnte bis zwölfte Woche zu stellen ist, zeigt gerade das erste Auftreten von Ossifikationskernen in den Körpern, und zwar haben wir fünf Ossifikationspunkte, von denen

drei den Körpern der drei letzten Brustwirbel und zwei den Körpern der beiden ersten Lendenwirbel angehören. Die Neuralbögen der Lendenwirbelsäule zeigen auf diesem Bilde noch keinen Ossifikationspunkt. Es geht also aus diesem Bild hervor, dass von den Brustwirbeln abwärts in der Lendenwirbelsäule die Ossifikation zuerst in den Körpern und etwas später in den Bögen eintritt, umgekehrt wie bei der cranialwärts gelegenen Halswirbelsäule. Dort fehlt zu dieser Zeit, wo die unteren Brustwirbelkörper schon Ossifikationskerne haben, noch jede Spur eines Knochenschattens in den Körpern.

Auf den Bildern (s. Taf. XV, Fig. 3 u. 4), die von zwei eineiigen Zwillingen herstammen, deren Grösse und Gewicht demgemäss für die Altersbestimmung nicht so sehr maassgebend ist, die der äusseren Gestalt nach aber etwa 12 Wochen alt waren, sieht man, dass sämmtliche Wirbelkörper des Brustabschnitts Ossifikationskerne bekommen haben, dass an der Halswirbelsäule dagegen den Körpern die Knochencentren noch fehlen, während sämmtliche Lendenwirbel und drei Körper von den Kreuzbeinwirbeln schon Verknöcherungskerne haben. Dem letzten Lendenwirbel und den sämmtlichen Kreuzbeinwirbeln fehlen die Kerne in den seitlichen Bögen noch.

Nachdem wir uns so über den Zeitpunkt, in dem zuerst die Ossifikation in den einzelnen Wirbeln einsetzt und über die erste Lokalisation des Verknöcherungsprozesses eines einzelnen Wirbels orientirt haben, werden wir versuchen, die weitere Entwicklung des Wirbels der verschiedenen Abschnitte auf den Röntgogrammen zu verfolgen.

Der Brust- und der Lendenwirbel entwickeln sich beide gleichmässig so weiter, dass sowohl in den Bögen wie in den Körpern mehr Kalksalze abgelagert werden, dass aber die Ossifikation bald in den Körpern energischer von statten geht. Während bei den zuletzt erwähnten zwölfwöchentlichen Foeten die Knochenschatten in Körper und Bögen noch gleich gross waren, sieht man schon bei (s. Taf. XV, Fig. 6) einem etwas älteren Stadium, dass der Schatten des Körpers den der Bögen an Grösse überflügelt, dass er seine kugelig-punktförmige Gestalt verliert und zu einer breit-ovalen wird. Daraus sehen wir, dass die Ossifikation die stärkere Tendenz hat, lateralwärts voranzuschreiten als cranial- und caudalwärts. Aus dieser Wachsthums-Tendenz

resultirt dann die spätere, von oben nach unten zusammengedrückte Gestalt des Wirbelkörpers. Ist der Embryo etwa 18 Wochen alt (s. Taf. XV, Fig. 8), zu einer Zeit, wo das Os ischii als kleiner linsenförmiger Punkt auf dem Röntgogramm erscheint, wo die proximale Reihe der Fussphalangen vollzählig ist, sieht man, wie die Schatten der Körper und Bögen fast zusammenstossen, wie aber eine knöcherne Vereinigung nicht eingetreten ist, weil die periphere Zone der betreffenden Körper- und Bogenschatten einen helleren Ton hat als die centrale, d. h. sie muss noch aus Knorpelmasse bestehen. Dieselbe Anordnung, dieselbe Schattirung sehen wir auch auf älteren Stadien, nur in vergrössertem Maassstab, bis zur Geburt hin, so dass man beim Neugeborenen noch keine knöcherne Vereinigung von Körper und Bogen hat, noch keine ossificirten Processus transversi und Processus spinosi. Diese röntgographische Beobachtung steht auch im Einklang mit den Beobachtungen der genannten Embryologen. So giebt Minot die Vereinigung der Neuralbogen dorsalseits auf das erste Jahr, die Verschmelzung der Bögen mit dem Körper auf das dritte bis siebente Jahr an. Nach ihm entsteht auch der Wirbel von fünf Ossifikationspunkten aus zwei und nicht aus dreien, wie Gegenbauer, Kölliker und Hertwig, auch Kollmann angeben. Er hat nämlich mit Schwegel an der cranialen und caudalen Fläche des Wirbelkörpers, also in den Epiphysen, je einen Ossifikationskern noch gesehen. Diese konnten wir röntgographisch nicht nachweisen. Auch haben wir auf unseren Bildern vor der Geburt sogen. accessorische Kerne nicht gesehen. Diese sollen auch nach Angabe der Embryologen meist erst nach der Geburt auftreten.

In der Ossifikation der Kreuzbeinwirbel zeigte sich, wie schon oben erwähnt, darin ein gewisser Unterschied von der der Brustwirbel, dass die erste Kalkablagerung nicht in den Neuralbögen seitlich der Körper einsetzte, sondern in der Medianlinie in den Körpern, und zwar beginnt sie zeitlich später als die Ossifikation der unteren Lendenwirbel. So sehen wir z. B. bei einem Foetus (s. Taf. XV, Fig. 4), der in der gesammten Brust- und Lendenwirbelsäule schon je drei Ossifikationskerne hat, eben erst die Körper der drei ersten Kreuzbeinwirbel als ganz kleine, mit dem blossen Auge kaum erkennbare Pünktchen auf dem Röntgogramm. Auch schreitet die Ossifikation in den Kreuzbeinwirbeln in der ersten Zeit nach dem Auftreten der Knochenkerne sehr langsam

vorwärts, denn die Embryonen, die um 4,7 Centimeter gewachsen sind — ich habe das Bild eines Embryo aus der fünfzehnten Woche von 11,5 Centimeter Länge vor mir liegen (s. Taf. XV, Fig. 7) — sieht man kaum, dass eine Vergrösserung der Kreuzbeinwirbelkerne eingetreten ist. Und doch beträgt der Zeitunterschied drei bis vier Wochen! Selbst bei einer Frucht (s. Taf. XV, Fig. 8), die aus der achtzehnten bis zwanzigsten Woche stammt, ist nur bei dem ersten Kreuzbeinwirbelkörper eine stärkere Grössezunahme zu constatiren, also zu einer Zeit, wo der Verknöcherungsprozess in den Wirbelkörpern des Brust- und Lendenabschnitts bis zur Oberfläche vorgerückt ist (cf. Minot), sistirt er im Kreuzbein noch. Dann aber tritt die Ossifikation plötzlich, wie man es überhaupt häufiger beobachtet, schubweise auf. Bei der Frucht (s. Taf. XV, Fig. 9), die etwa zwei Wochen älter ist, sieht man mit einem Male schon vier Körper der Kreuzbeinwirbel, von denen der erste oval ist und Linsengrösse hat, während der untere erst stecknadelkopfgross ist. Jeder der vier Körper ist seitlich schon besetzt mit Ossifikationskernen, die den seitlichen Bögen entsprechen. Vom letzten Kreuzbeinwirbel fehlt im Körper wie in den Bögen jeglicher Ossifikationskern.

Dasselbe Bild von dem Kreuzbein liefert eine Frucht, bei der der Calcaneus eben sichtbar geworden ist, deren Alter etwa der sechsundzwanzigsten Woche (s. Taf. XV, Fig. 10) entspricht. Erst wenn der Talus zu ossificiren beginnt, also annähernd in der dreissigsten Woche, sieht man auch, dass der letzte Körper des Kreuzbeins einen kleinen Knochenkern erhält. Um diese Zeit hat also noch jeder Abschnitt des Kreuzbeins, der einem Wirbel entspricht, drei Ossifikationskerne, mit Ausnahme des letzten, der erst kurz vor der Geburt noch in den seitlichen Bögen Knochenkerne erhält. Die beiden ersten Kreuzbeinwirbel bekommen kurz vor der Geburt zu den drei genannten Kernen noch zwei weitere. Bei einem ausgetragenen neugeborenen Kinde sieht man auf dem Röntgenbilde zu beiden Seiten und etwas caudalwärts von den seitlichen Bögen des ersten und des zweiten Kreuzbeinwirbels zwei dunkle Knochenschatten, die den Kernen der Processus costarum entsprechen und später, verschmolzen mit dem Processus transversi der seitlichen Bögen, die Massae laterales liefern. Am dritten Kreuzbeinwirbel fehlt der Kern, der dem Processus costarum entspricht, beim Neugeborenen noch. Auch ist

natürlich noch keine knöcherne Verschmelzung der Kreuzbeinkörper unter einander eingetreten.

Das Steissbein ist vor der Geburt noch völlig knorpelig angelegt, mit Ausnahme des ersten Körpers, der kurz vor der Geburt einen Ossifikationskern bekommt, und der entwicklungsgeschichtlich auch eigentlich dem Os sacrum angehört.

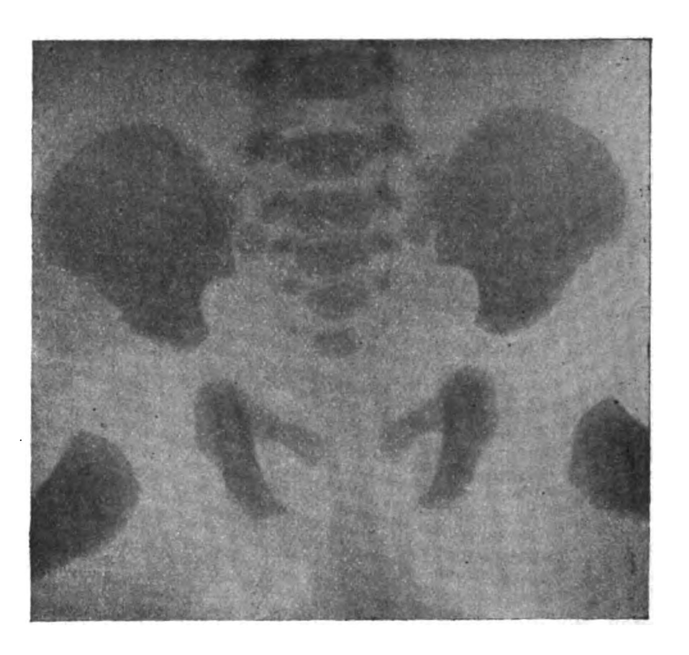


Fig. 1.

Die Anlage der knöchernen Halswirbelsäule unterscheidet sich dadurch von der Brustwirbelsäule, dass die Ossifikationskerne in den seitlichen Bögen nicht den gleichen Abstand bewahren wie bei den Brustwirbeln, sondern cranialwärts von einander rücken. Sie unterscheidet sich dadurch von den Lenden- und Kreuzbeinwirbeln, dass die Ossifikationskerne später in den Körpern auftreten als in den Bögen, und zwar relativ lange Zeit, nachdem schon in den Bögen Verkalkung vorhanden ist.

Das früheste Stadium, in dem man röntgographisch Ossifikationskerne in den Bögen der Halswirbel sieht, entspricht der zehnten bis elften foetalen Woche (s. Taf. XV, Fig. 5). Der Foetus hat eine Länge von 7,1 Centimeter. Erst wenn er drei Wochen älter geworden ist, beginnt auch die Ossifikation in den Körpern ein-

zusetzen, und zwar beginnt sie bei dem untersten Halswirbel und schreitet langsam cranialwärts vor. Bei einem Foetus von 10,8 Centimeter Länge sieht man, dass gerade der letzte Halswirbelkörper einen Ossifikationskern bekommen hat, der noch punktförmig klein ist, während der entsprechende Bogen schon lateral in die Breite gewachsen ist. Die Bögen sind um so breiter, je höher man cranialwärts geht, mit Ausnahme des Bogens vom Atlas, der an Grösse etwas hinter den übrigen zurücksteht (s. Taf. XV, Fig. 7). In der fünfzehnten Woche hat dann auch der Körper des sechsten Halswirbels einen Ossifikationspunkt bekommen. Auf einem Bilde, das von einem sechszehn- bis siebzehnwöchentlichen Foetus herstammt, fehlen nur den drei obersten Wirbelkörpern noch die Kerne. In der zweiundzwanzigsten Woche haben alle Halswirbelkörper bis auf Atlas und Epistropheus einen Kern.

Ueber die Ossifikation des Atlaskörpers sind die Angaben der Embryologen nicht ganz gleich. Kölliker giebt an, dass er von drei Punkten aus ossificire, von denen zwei die Stelle der Bögen einnehmen und auch ebenso früh wie bei den anderen Wirbeln entstehen, während der dritte im Arcus anterior auftritt und ein Theil des Wirbelkörperkernes anderer Wirbel gleichwerthig erachtet werden muss. Dieser Kern soll sich im Laufe des ersten Jahres bilden und doppelt sein oder jederseits sogar aus zwei Theilen bestehen. Wenn nun die Ossifikation des Atlaskörpers erst post partum eintritt, so kann man vorher natürlich nichts röntgographisch nachweisen. Hertwig dagegen lässt den Körper des Atlas schon im fünften Monat einen Knochenkern bekommen, wenigstens den Theil, der dem Zahnfortsatz des Epistropheus entspricht, während der Theil des Körpers, der von der hypochordalen Knorpelspange Froriep's herstammt, erst im ersten Lebensjahre einen Kern bekommt.

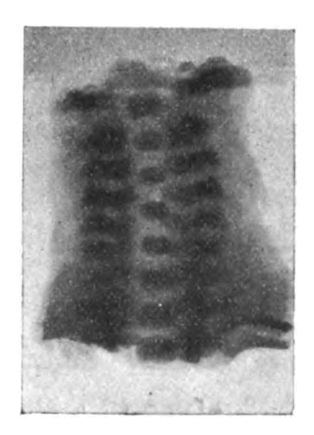


Fig. 2.

Da die Röntgogramme, welche man in situ nimmt, über diese Verhältnisse nur schwer zu deutende Bilder liefern, so muss man sich entschliessen, einen Foetus, bei dem man

in toto schon einen Körperkern im Atlas gesehen hat, seciren und den betreffenden Wirbel isolirt röntgographiren. Dies ist geschehen und lieferte folgendes Resultat: Bei einem Foetus von 26 Wochen fehlt von einer Ossifikation des Atlaskörpers noch jede Spur, es sind nur die seitlichen Bögen verknöchert, während der Arcus posterior sowohl wie der Arcus anterior noch nicht knöchern geschlossen sind. Beim Neugeborenen sind die Processus transversi schon knöchern angedeutet, haben aber das Foramen transversum noch nicht knöchern umschlossen. Der in situ gesehene Körper des Atlas muss also dem Zahnfortsatze des Epistropheus entsprechen. Der Körper des Epistropheus lässt auf dem Röntgogramm einen Knochenkern erkennen, dessen Struktur die Vermuthung nahelegt, dass es sich um zwei hintereinander liegende Kerne handelt. Diese Annahme bestätigte eine Controlaufnahme, die in anderer Lagerung des Wirbels vorgenommen wurde. Der eine von diesen zwei Kernen entspricht also seinem eigenen Körper, der zweite dem Körper des ersten Wirbels, und zwar dem Theil, der zum Processus odontoideus wird. Die Spitze dieses Processus ist jedoch noch knorpelig. Wir haben demnach bei den beiden ersten Halswirbeln sechs Ossifikationscentren, von denen scheinbar der zweite vier hat. Entwicklungsgeschichtlich jedoch gehört das eine in der Medianlinie gelegene Centrum zum Atlas.

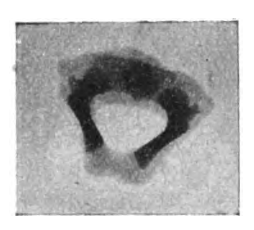
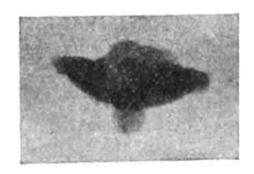


Fig. 3.



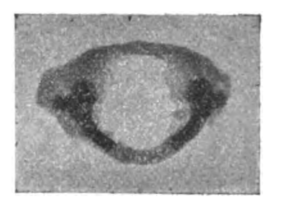


Fig. 4.

2. Rippen.

Die Rippen muss man embryologisch als Produkte der Urwirbel auffassen. Sie wachsen gleichzeitig mit der Muskelplatte und den Spinalnerven in die Bauchwand hinein. Sie gehen aus dem ursprünglich häutigen Zustand Anfangs des zweiten Monats in den Knorpelzustand über. Die knorpeligen Rippen stehen nicht mit der knorpeligen Wirbelsäule in continuirlichem Contact,

sondern sind nur durch weiche Bandmassen mit ihnen verknüpft, nach der Medianlinie zu wachsen sie nun in der Bauchwand weiter vorwärts, bis sie eine gewisse Grösse erreicht haben und in ihrem Knorpelschaft die Ossifikation beginnt. Kölliker erwähnt, dass im zweiten Monat in jeder knorpeligen Rippe ein Ossifikationspunkt auftritt, der nach beiden Seiten rasch wächst, so dass die Rippen im dritten Monat schon eine gewisse Grösse haben. Gegenbauer giebt die Zeit der Ossifikation nicht so scharf an. Er lässt einen grösseren Spielraum frei und sagt, dass in der neunten bis fünfzehnten foetalen Woche die Verknöcherung der Rippen eintrete. Aber es wird nicht erwähnt, in welcher Rippe und in welchem Punkte der Rippe.

Hertwig hält sich an die Angaben von Kölliker, ebenfalls Minot.

Ich habe zwei Röntgogramme von Foeten, von denen der eine 3,0 Centimeter, der andere 3,4 Centimeter lang ist. Beide wiegen 2 Gramm. Bei dem ersten (s. Taf. XV, Fig. 1), etwas jüngeren, fehlen die Augenlider noch, bei dem zweiten (s. Taf. XV, Fig. 2), vier Millimeter grösseren, sieht man sie eben angelegt. Bei dem grösseren sind auch die Extremitäten etwas stärker vom Rumpf abgesetzt. Der Altersunterschied beider Früchte kann höchstens ein bis eineinhalb Wochen betragen. Auf dem Röntgogramm des ersten Foetus sieht man noch keine Rippe, auf dem des zweiten schon sieben Rippen sehr deutlich. Die erste Rippe hat noch keinen Knochenkern, die zweite einen nur sehr undeutlich zu erkennenden, die folgenden Rippen werden bis zur siebenten, deren Knochenschatten 4 Millimeter misst, stetig grösser, bei der achten nimmt die Grösse wieder etwas ab der Knochenschatten der neunten ist kaum zu erkennen. In den folgenden Rippen der zehnten bis zwölften sieht man noch keine Ossifikationskerne. In welchem Alter befindet sich der letztgenannte Foetus? Diese Frage ist nicht ganz leicht zu beantworten. Nach His misst der Foetus am Ende der achten Woche 22 bis 25 Millimeter, an der Nabelinsertion der schon geschlossenen Bauchwand liegen noch Darmschlingen vor, der Mund reicht fast bis zum Gehörgang. In diesen drei letzten Punkten ist mein Foetus schon etwas weiter vorgeschritten. Er ist 9 Millimeter länger, es liegen keine Darmschlingen mehr vor, der Mund reicht nur bis zur Mitte der Augen. Ich glaube ihn deshalb in die neunte Woche stellen

zu müssen, während der erstgenannte Foetus dem Ende der siebenten oder Anfang der achten Woche angehört. Aus diesen beiden Bildern geht hervor, dass im Verlauf einer Woche in den meisten Rippen Ossifikationskerne auftreten, und zwar, wenn man aus der Grösse der einzelnen Rippen einen Schluss ziehen darf, zunächst in denjenigen, welche den mittleren Brustwirbeln, dem fünften bis siebenten, angehören, darauf rasch hintereinander in den caudal- und cranialwärts gelegenen Rippen auch. Die Ossifikationskerne treten in der Seitenlinie der Bauchwand zuerst auf, weil dort die Verkalkung entsprechend dem intensiven Schatten am stärksten ist. Von hier aus schreitet der Ossifikationsprocess nun ventral und dorsal weiter. Die Wachsthumsenergie ist aber nach der dorsalen Seite zu stärker und gleichmässiger, d. h. die Ossifikation der Rippen geht an der dorsalen Seite schneller nach der Medianlinie hin als an der ventralen Seite, und die Ossifikationsgrenze der dorsalen Seite aller Rippen hält gleichen Abstand von der Medianlinie oder von den seitlichen Bögen der entsprechenden Wirbelkörper, während sie von der Medianlinie der ventralen Seite verschieden weit entfernt bleibt. Die Ossifikationsgrenze der ersten Rippe kommt der Medianlinie am nächsten, die der letzten Rippe bleibt ihr am fernsten.

Um welche Zeit sind nun nach meinen Bildern in sämmtlichen Rippen Ossifikationskerne? Bei zwei (s. Taf. XV, Fig. 3 u. 4) eineiigen Zwillingen zählte ich zum ersten Mal sämmtliche zwölf Rippen. Der Grösse und dem Gewicht, sowie der Ausbildung ihrer äusserlichen Gestalt nach zu schätzen, sind sie in die zwölfte Woche zu stellen, doch mögen sie auch, weil sie Zwillinge sind, an Grösse und Gewicht etwas zurückgeblieben und deswegen etwas älter sein. Jedenfalls liegen mir ausser diesen Zwillingsbildern noch sechs andere Röntgogramme von etwas grösseren Foeten vor. Auf vier von ihnen sieht man die letzte Rippe nicht. Mit vollständiger Exactheit aber sieht man sie alle auf den Bildern der beiden grössten Foeten, von denen der eine frisch 80 Gramm schwer war und 11,2 Centimeter lang (s. Taf. XV, Fig. 7), der andere 90 Gramm schwer und 11,5 Centimeter lang war. Der Länge nach zu urtheilen, sind sie in den Anfang des vierten Monats zu stellen, in die dreizehnte bis vierzehnte Woche. Dem Gewicht nach müssten sie jedoch älter sein. Denn Zweifel giebt für den fünften Monat 55 Gramm Gewicht an, Casper dagegen

80 bis 100 Gramm. Letztere Angabe deckt sich mit der von unseren frisch gewogenen Foeten. Im Allgemeinen ist anzunehmen, dass die gewöhnlich angegebenen Gewichte zu niedrig sind, weil sie meist von conservirten Früchten herstammen und diese durch die verschiedene Art der Conservirung verschieden an Gewicht abnehmen, jedenfalls nicht zunehmen.

Am Ende der vierzehnten Woche ist also nach unseren Bildern in sämmtlichen Rippen der Ossifikationsprozess eingeleitet. Auf den nun folgenden Stadien nehmen die Rippen an Länge beträchtlich, an Dicke weniger stark zu. Die sieben ersten treten bekanntlich dann in der Medianlinie in knorpelige Verbindung mit dem Brustbein, während die fünf letzten frei in der Bauchwand endigen.

Die Ossifikation in den Tuberculis und Capitulis der Rippen setzt erst spät nach der Geburt ein, im achten bis fünfzehnten Jahre nach Gegenbauer's Angabe. Ihre Beschreibung gehört also nicht in den Rahmen dieser Arbeit. Doch sieht man auf Röntgogrammen von neugeborenen Kindern das vertebrale Ende der Rippe im Vergleich zu seiner gleichmässig schmalen Spange schon etwas verbreitert.

3. Brustbein.

Die röntgographische Untersuchung des Brustbeins in situ ist sehr schwierig und technisch eigentlich unmöglich. Jedenfalls werden die Bilder, die man erhält, niemals einen klaren Ueberblick über die Ossifikation des Brustbeins gestatten, denn legt man das Objekt auf den Rücken, so liegt die Wirbelsäule der Platte am nächsten, und ihre Schatten werden klar, während die des von der Platte entfernten Sternums, wenn überhaupt zu sehen, sehr undeutlich werden müssten. Legt man die Frucht dagegen auf den Bauch, so dass das Sternum der Platte anliegt, so müssen die Strahlen doch erst die Wirbelsäule passiren, und ihre stark verbreiterten Schatten fallen dann mit dem des Brustbeins zusammen und verwischen das Bild. Seitliche oder schräge Aufnahmen geben gar keine oder verzerrte Bilder. Es bleibt also nichts übrig, als das Sternum herauszunehmen und isolirt zu untersuchen. Dies ist bei einer Reihe von Früchten geschehen, so dass ich mir wohl gestatten darf, ein selbständiges Bild über die Ossifikation des Brustbeins bis zur Geburt hin zu entwerfen.

Das Brustbein ist zweifellos nach den Untersuchungen von Froriep und namentlich Ruge ebenfalls als ein Produkt der Rippen anzusehen. An den ventralen Enden der ersten sieben Rippen bildet sich eine knorpelige Verschmelzung der getrennten Rippenenden zur vereinigten knorpeligen Sternalleiste. Die Sternalleisten jeder Seite rücken medianwärts zusammen, werden zu einem einzigen Knorpel, dem knorpeligen Brustbein, in dem in der zweiten Hälfte des foetalen Lebens nun die Ossifikation einsetzt.

Minot giebt an, dass sie im Manubrium zuerst erfolgt, und zwar von einem einzigen Centrum aus, während im Körper eine unregelmässige Zahl von Ossifikationspunkten auftreten. Nach Gegenbauer kommen im Manubrium ausser dem Hauptkern noch zwei bis drei Nebenkerne vor, im Körper sechs bis dreizehn, und zwar im Zwischenraum zwischen dem zweiten und dem dritten Rippenpaar ein unpaarer Kern, dann nach abwärts zu meist paarige. Hertwig macht dieselben Angaben. Schwegel giebt ebenfalls eine wechselnde Anzahl, vier bis dreizehn an, und lässt die im Körper auftretenden in drei bis vier Querreihen erscheinen. Sie treten kurz vor und einige Zeit nach der Geburt auf. Der Processus ensiformis soll erst nach der Geburt einen Ossifikationskern erhalten.



Fig. 5.

Aus den Angaben dieser Forscher geht hervor, dass die Anzahl der Kerne im Brustbein eine wechselnde ist, und dass der Zeitpunkt, in dem sie auftreten, ein schwankender ist.

Die Bilder, welche ich von foetalen Brustbeinen röntgographisch gewonnen habe, zeigen ebenfalls eine grosse Mannigfaltigkeit im Auftreten der Kerne. Bei einer Frucht, die ihrer Länge nach in die Mitte des fünften Monats zu stellen ist — sie war 18 Centimeter lang und wog 380 Gramm —, waren schon im Manubrium zwischen dem dritten und dem vierten Rippenpaar, sowie zwischen dem vierten bis sechsten Rippenpaar im Corpus je ein Knochenkern angelegt, der im Manubrium war von ovaler Gestalt und zeigte an der Peripherie stärkere Kalkablagerung als im Centrum, das netzförmig gezeichnet war. Die Durchmesser dieses Kernes betrugen 3:2 Millimeter. Der

zweite Kern war kommaförmig, zeigte keine Zeichnung im Innern, seine Länge betrug $1^1/_2$ Millimeter. Der dritte Kern war der längste und schmälste; er war 5 Millimeter lang. Da sowohl der Calcaneuskern noch fehlte, wie auch die mittlere Reihe der Fussphalangen noch nicht ossificirt war, so war die Frucht sicherlich noch nicht sechs Monate alt. Ich hatte sie zur Untersuchung gewählt, weil ich sicher glaubte, noch ein Stadium zu treffen, in dem von einer Ossifikation im Sternum nichts zu bemerken sei. Ich hatte mich jedoch, wie die Beschreibung lehrt, getäuscht. Ebenso erstaunt war ich, um gleich einen extremen Fall zu erwähnen, bei der Untersuchung eines zweiten Foetus. Er war 820 Gramm schwer — Formalinconservirung und vom Kopf bis zum Steiss gemessen 22 Centimeter lang. Der Calcaneus war bei dieser Frucht linsengross. Sie war also sicher sechs Monate alt, mindestens vier Wochen älter als die vorige. Und dennoch war weder im Manubrium noch im Corpus an irgend einer Stelle irgend etwas von Ossifikation zu sehen. Zwischen diese beiden Extreme stelle ich zwei Früchte von annähernd derselben Länge; die eine war 22 Centimeter, die andere 24 Centimeter lang. Das Gewicht differirte um 255 Gramm. Die Frucht von 24 Centimeter wog 1000 Gramm, die von 22 Centimeter 745 Gramm (Alkoholkonservirung). Bei beiden war vom

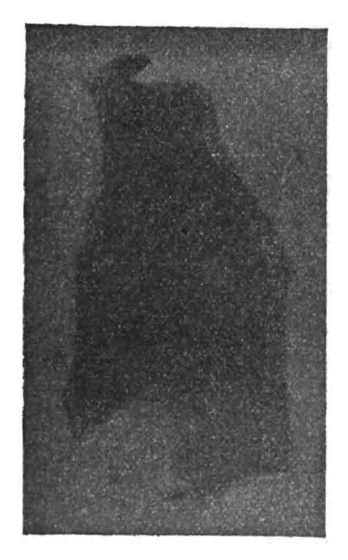


Fig. 6.

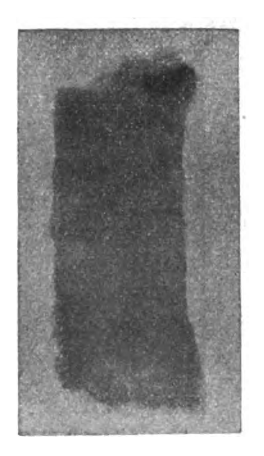


Fig. 7.

Talus noch kein Kern zu sehen. Sie gehörten meiner Schätzung nach in die Mitte oder in das Ende des siebenten Monats. In beiden Brustbeinen waren zwei Ossifikationskerne. Beide Kerne lagen an entsprechenden Stellen, der eine im Manubrium, der andere zwischen dem zweiten und dritten Rippenpaar. Sie unterschieden sich nur durch die Grösse. Die Kerne bei dem älteren Foetus waren etwa doppelt so gross als bei dem jüngeren, d. h. 2:1 Millimeter in ihren Durchmessern. Beide Kerne waren in jedem Brustbein gleich gross, d. h. der im Manubrium genau so gross wie der im Körper desselben Sternum. Die gleichen Kerne waren auch in einem anderen Brustbein zusehen, das von einem achtundzwanzig-wöchentlichen Foetus stammte. Bei diesem waren allerdings die genannten Knochenkerne etwas grösser und hatten schon mehr die spätere Gestalt angenommen. Der Kern im Manubrium maass 7:3 Millimeter und hatte deutlich zu erkennende Knochenstruktur. Der andere Kern im Körper, der ebenfalls zwischen dem zweiten und dritten Rippenpaar lag, war rund und maass 2:2 Millimeter. Endlich liegt mir noch das Sternum von einem neugeborenen Kinde vor. Sein Röntgogramm giebt fast bis auf den Punkt getreu die Abbildung wieder, die Gegenbauer von dem Sternum eines Neugeborenen bringt. Im Manubrium befindet sich ein herzförmiger Kern, dessen Basis nach oben bis zur Höhe des ersten Rippenpaares,



Fig. 8.



Fig. 9.

dessen Spitze nach unten bis zur Mitte des ersten Intercostalraumes geht, dessen grösste Länge 11 Millimeter, dessen grösste Breite 8 Millim. beträgt. Auch hier ist wieder an der Peripherie der stärkste Verkalkungsgrad, es folgt dann eine weniger stark ossificirte Zone, die im Centrum ihrerseits wieder scharfe Netzzeichnung, d. h. Abgrenzung von kalkarmer und kalkreicher Substanz zeigt. Der zweite im Körper befindliche Kern ist der grösste Körperkern. Er liegt zwischen dem zweiten und dritten Rippenpaar als unpaarer länglichrunder Schatten. Sein grösster Durchmesser ist der Seitendurchmesser, der 8 Millimeter misst, während der verticale Durchmesser nur 6 Millimeter lang ist. Auf diesen unpaaren Kern folgen zwei paarige, die zwischen dem zweiten und dritten resp. dritten und vierten Rippenpaar liegen, und zwar so, dass die Kerne der rechten Sternalseite 3 Millimeter, die der linken 6 Millimeter von einander entfernt sind. Der rechte obere des ersten Paares ist der grösste, der rechte untere des zweiten Paares der kleinste. Der nichtknöcherne Zwischenraum zwischen dem ersten Paar ist kleiner als der zwischen dem zweiten. Ausser diesen sechs Kernen ist keiner mehr im Sternum vorhanden. Der Processus ensiformis ist noch nicht ossificirt.

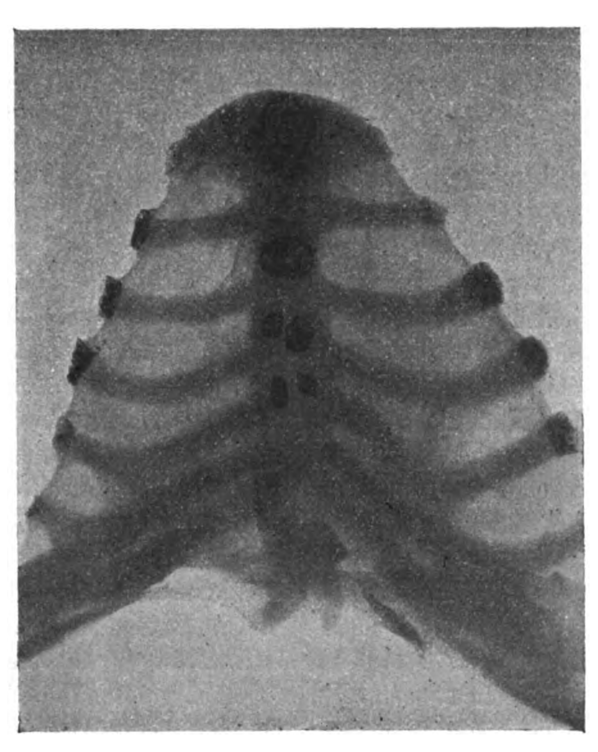


Fig. 10.

Aus dem Beschriebenen lässt sich meines Erachtens keine

Regel für die Ossifikation im Brustbein aufstellen. Es fällt vor allem eine grosse Mannigfaltigkeit auf in dem zeitlichen Auftreten und in der Anordnung der Kerne, eine Mannigfaltigkeit, die auch nach der Geburt noch bestehen bleibt.

4. Die Entwicklung der Schädelknochen.

Es ist für den Röntgographen die schwierigste Aufgabe, eine gute Schädelaufnahme zu erzielen, und wenn die Aufnahme eine vorzügliche geworden ist, so ist die Deutung des erhaltenen Bildes eine zweite grosse Schwierigkeit. Für die Entwicklungsgeschichte des Schädels liefert deshalb die Röntgographie auch nur sehr mangelhafte Resultate. Man könnte allerdings den Schädel des zu untersuchenden Foetus auf präparativem Wege in seine einzelnen Knochen und Knöchelchen zerlegen und von jedem einzelnen ein Röntgogramm machen. Man erhielte dann natürlich ein getreues Bild von dem Stande der Ossifikation in den einzelnen Knochen. Aber damit geht eigentlich der Hauptwerth der Methode, nichts oder möglichst wenig zu zerstören, verloren. Ich habe deswegen auch von dieser Art der Untersuchung abgesehen. Ich habe einen Mittelweg eingeschlagen: Ich habe den Kopf des Foetus genommen, die Fontanellen aufgeschnitten und das Gehirn herausgenommen, die Scheitelbeine, die Stirnbeine und die Schuppe des Hinterhauptes zurückgeklappt, bisweilen auch noch den Unterkiefer exartikulirt. So gewann ich eine knöcherne Ebene, von der ich in verschiedenen Stadien Aufnahmen machte. Die Deutung dieser Bilder ist trotzdem noch nicht leicht zu nennen. Da nun meine röntgographischen Untersuchungen über die Ossifikation der Schädelknochen aus den angeführten technischen Gründen keinen Anspruch auf Abgeschlossenheit machen können, so will ich mich auch mit dem Text, der eigentlich recht gross werden müsste, möglichst kurz fassen.

Das Kopfskelet macht ebenso wie die Wirbelsäule erst ein häutiges, dann ein knorpeliges Stadium durch, ehe sie in das knöcherne eintritt. Da aber die Aufgaben des Kopfskelets wesentlich andere sind als die der Wirbelsäule, so verläuft auch der Verknorpelungs- und Ossifikationsprozess wesentlich anders. Dadurch, dass beide theils neben einander hergehen, erfolgt schon eine grosse Complikation, ferner dadurch, dass am Schädel ausser

den knorpelig präformirten Knochen noch sog. Beleg- oder Deckknochen auftreten, complicirt sich der Aufbau noch mehr, und endlich dadurch, dass aus dem das Darmrohr umgebenden Mesenchym ebenfalls Knochen entstehen, das sogen. Visceralskelet, die in Verbindung mit einzelnen Theilen des Kopfskelets treten, wird die Complikation im Aufbau der Schädelknochen eine äusserst grosse. Ich werde systematisch nun die einzelnen Knochen vornehmen und berichten, was die bekannten Embryologen über die Zeit und Art ihrer Ossifikation angeben, und zweitens, was ich aus meinen eigenen Röntgogrammen schliessen darf.

Das Hinterhauptsbein beginnt nach Hertwig und Kölliker am Anfang des dritten Monats von vier Punkten aus zu verknöchern, die vorne, hinten und zu beiden Seiten des Foramen magnum liegen und zu denen das Os interparietale, das ebenfalls im dritten Monat ossificirt, hinzutritt. Die Verschmelzung dieser fünf Knochenanlagen ist bei der Geburt noch nicht eingetreten.

Auf dem Röntgogramm, das von der Schädelbasis eines 7,1 Centimeter langen Embryo (s. Taf. XV, Fig. 5) genommen wurde, sieht man zu beiden Seiten des Foramen magnum je ein ovales Knochencentrum, das durch knorpelige Massen nach vorne mit einem unpaaren. herzförmigen Centrum in Zusammenhang steht. Es sind die Kerne des Os occipito basilare und laterale. An der hinteren Peripherie des Foramen, aber doppelt so weit von den Lateralia entfernt wie das Basilare liegt ein Knochenschatten der Occipitalschuppe. Die Vereinigung des Os occipitale superius mit dem Belegknochen des Os interparietale ist demnach bei diesem Embryoschädel, der aus der dreizehnten Woche stammt, schon eingetreten (s. Taf. XVII, Fig. 13—14). Doch kann man deutlich noch an der Differenz der Schattirungen erkennen, dass bei der Entstehung dieses Knochens drei Centren betheiligt waren, ein median und vorne gelegenes und zwei mehr seitlich und hinten gelegene. Diese Dreitheilung der Hinterhauptsschuppe sieht man noch besser in einem späteren Stadium (s. Taf. XVII, Fig. 15). Man sieht hier auf dem Röntgogramm ein sehr dunkles Ossifikationscentrum, von dem feine Knochenbälkchen nach der Peripherie ausgehen, einerseits nach dem Os occipitale superius, das an seiner medialen, dem Foramen zugekehrten Seite eine kleine Einbuchtung besitzt, anderseits nach dem Os interparietale, das an der Seite nur durch eine sehr dünne Knochenbrücke mit dem Superius verbunden ist.

Das Basilare ist grösser geworden und näher an die Kerne der Lateralia herangerückt und hat zu beiden Seiten noch den starken Knochenpfeiler des Os petrosum erhalten (s. Taf. XVII, Fig. 16). Auf dem folgenden Stadium, das aus der achtzehnten Woche stammt, fällt ausser einer Grössenzunahme der Occipitalknochen auf, dass sie im vorderen Theil schmäler werden, aber mehr Kalk ablagern als im Hintertheile, der seinerseits beträchtlich in die Breite gewachsen ist. Beim Neugeborenen sieht man die vier Bestandtheile des occiput noch getrennt, doch ist die Trennungslinie zwischen den Lateralia einerseits und den Interparietale anderseits nur sehr schmal.

Das Keilbein entsteht nach Minot aus sechs Centren, die in der Basis des Primordialcraniums während der zweiten Hälfte des dritten Monats auftreten: erstens das Basisphenoid, das in der Nähe der Hypophysis liegt und nach Kölliker aus zwei getrennten Centren hervorgeht, zweitens das Präsphenoid, das in der Nähe der Foramina optica in der Medianlinie ebenfalls aus zwei Kernen entsteht, drittens die Alisphenoidalia, zwei Centren für die Flügel, und viertens die Orbitosphenoidalia, zwei Centren, die nach dem fünften Monat mit dem Präsphenoid verschmelzen.

Auf dem Bilde des 13-wöchentlichen Foetus (s. Taf XV, Fig. 6) sieht man in der Medianlinie, wo wir Basis und Präsphenoid zu suchen haben, noch keinen Knochenschatten, wohl aber zu beiden Seiten der Medianlinie zwei Schatten, von denen der eine sehr klein und scharf, den Alisphenoidalia entspricht, die anderen grösser und etwas lateraler gelegen, die Orbitosphenoidalia sind. Sie entstehen also nach meinen Bildern eher als die median gelegenen Kerne des Keilbeins. Auf demselben Bild haben auch schon die Processus pterygoidei lange, schmale Knochencentren erhalten. Wir sehen sie etwas seitlich vom Vomer. Auf dem nächstfolgenden Basisbild, das aus der achtzehnten Woche stammt, liegt vor dem Os basilare ein runder Knochenschatten, das Basis sphenoidale. Es ist vom Basis occipitale noch durch eine Knochenbrücke getrennt, die sich nach Virchow noch bis in's dreizehnte Jahr erhalten soll. Vor dem Basis sphenoidale in der Medianlinie sieht man zwei Schatten, die offenbar den Kölliker'schen Kernen des Präsphenoids angehören. Sie erscheinen auf dem nächsten Bilde mit einander vorschmolzen. Ihr Schatten geht auch gleichmässig in den der Orbitosphenoidale über, woraus wohl auf eine

Verschmelzung zu schliessen ist, wie es ja auch Kölliker angiebt. S. Taf. XVII, Fig. 13—16. Beim Neugeborenen scheinen auf unserem Bilde Basis und Präsphenoid nur einen Knochenschatten zu haben, also verschmolzen zu sein, wie es Hertwig und Kölliker auch angeben, während Virchow anderer Ansicht ist.

Das Siebbein ist auf seinen Ossifikationsvorgang hin von Gegenbauer und Kölliker studirt worden. Nach ihnen beginnt die Ossifikation im fünften Monat in der Lamina papyracea. Darauf folgt die Verknöcherung der unteren und der mittleren Muschel. Minot dagegen behauptet, dass das Os ethmoidale erst im ersten Lebensjahre verknöchert.

Bei meinem dreizehnwöchentlichen Foetus sieht man schon sehr deutlich vor den beiden Schatten des Vomer einen Knochenschatten, der nur der Lamina papyracea angehören kann. S. Taf. XVII, Fig. 13. Zu beiden Seiten dieses Schattens sind zwei querliegende Ossifikationskerne, die der unteren und mittleren Muschel angehören müssen. Die obere Muschel sah ich einmal einen Knochenschatten werfen bei einem sechsundzwanzigwöchentlichen Foetus, bei einem Neugeborenen hingegen fehlte dieser Schatten wieder. Es scheinen also auch hier Verschiedenheiten in der Ossifikation obzuwalten.

Das Os temporum setzt sich zusammen aus dem Theil, der das Gehörorgan einschliesst, dem Os petrosum, und aus zwei Belegknochen, dem Os squamosum und dem Os tympanicum. Das Os petrosum entsteht nach Minot aus drei Verknöcherungscentren, die in der siebenten bis achten Woche von einem Kerne aus ossificiren. Dann ist der Annulus tympanicus nach Kölliker noch ein sehr zartes Knöchelchen. Die Gehörknöchelchen endlich sind Abkömmlinge des Visceralskelets. Hammer und Ambos sind, wie Reichert lehrt, weitere Entwicklungen des Unterkieferfortsatzes vom ersten Kiemenbogen. Sie beginnen nach Kölliker im vierten oder fünften Monat zu verknöchern. Ueber die Abstammung des dritten Gehörknöchels, des Steigbügels, sind die Ansichten sehr verschieden. Einige leiten ihn vom ersten Kiemenbogen, Andere vom zweiten, wieder Andere von beiden Kiemenbögen her. Er verknöchert nach Kölliker später als die anderen Gehörknöchelchen.

Zu einer Zeit, wo die Kerne des Os occipitale schon eben sichtbar geworden sind, wo man das Basis- und Präsphenoidale

noch nicht ossificirt findet, bemerkt man von den Theilen des Schläfenbeins nur eine zarte Knochenleiste, die an der Aussen- und Vorderseite des zukünftigen Os petrosum liegt, und lateral von dieser einen ganz schwachen Knochenschatten, der offenbar der Squama angehört, die ja schon in der achten Woche ossificiren soll. Die zarte Knochenleiste ist die Umrahmung des knorpeligen Os petrosum, in dem um diese Zeit, dreizehnte Woche, die Ossifikation an der Peripherie einsetzt. Vom Annulus tympanicus und dem Gehörknöchelchen ist auf diesem Bilde noch nichts zu entdecken. Dagegen sehen wir in einem etwas späteren Stadium, achtzehnte Woche, dass das Os petrosum in seiner Ossifikation bedeutend vorwärts geschritten ist (s. Taf. XVII, Fig. 15). Man erkennt an seinem Körper einen vorderen und einen hinteren Abschnitt, die durch eine leichte Einsenkung geschieden werden. Im hinteren Abschnitt fallen drei rundliche, dunkle Töne auf, die im Inneren einen helleren Ton zeigen, dies müssen die Schatten der halbzirkelförmigen Kanäle sein. Von der Schnecke lässt sich mit Sicherheit nichts angeben, wohl aber bemerkt man nach aussen von der Einsenkung des Os petrosum deutlich die Schatten des Annulus tympanicus und der Gehörknöchelchen. Ersterer erscheint als eine ganz zarte Knochenleiste, die bogenförmig geschwungen lateral vom Os petrosum ihren Schatten wirft. Mit dem äusseren Ende ihres Bogens berührt sie einen kleinen keulenförmigen Schatten, der getreu den Hammer wiedergiebt. Diesen seinerseits sieht man nach hinten zu mit dem Schatten des Ambos in Connex. Der Steigbügel ist nicht zu erkennen. Auch auf älteren Bildern sieht man ihn nicht. Wahrscheinlich wird er durch den Schatten des Os petrosum verdeckt. Auf dem Röntgogramme eines Neugeborenen endlich sieht man die Dimensionen dieser Knochenschatten alle grösser, besonders schön deutlich sind die halbzirkelförmigen Kanäle geworden.

So viel ist auf den Röntgogrammen vom Schläfenbein sichtbar.

Von den Deckknochen des Schädels giebt Hertwig an, dass sie im Anfang des dritten Monats zu verknöchern beginnen. Ich habe sie aus ihren Verbindungen gelöst, zurückgeklappt, mit Heftpflaster an die Platte befestigt und sie so röntgographirt. Ueber die Art ihrer Ossifikation ist nicht viel zu berichten. Schon bei zehnwöchentlichen Foeten sieht man Knochenschatten, die dem Stirn- und Scheitelbein entsprechen. Bei 13 wöchentlichen Foeten erkennt man die feine Knochenstruktur, die bei

noch späteren Stadien noch besser herauskommt. Man sieht in der Mitte ein stärker schattirtes Ossifikationscentrum, das nach der Peripherie hin lange, feine Knochenbälkchen aussendet.

Von den kleineren Deckknochen des Primordialcranium, dem Thränen-, Nasen- und Pflugscharbein können wir die beiden letzteren auf unseren Röntgogrammen nachweisen.

Das Pflugscharbein entsteht zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenscheidewand und ist auf dem Basisbild des 13wöchentlichen Foetus deutlich als doppelte Bildung zu erkennen. Es besteht aus zwei Knochenleisten, die im Centrum durch eine Knorpellamelle getrennt sind. Im sechsten Monat zeigt unser Röntgogramm jedoch eine Verschmelzung dieser beiden Knochenleisten.

Das Nasenbein finden wir schon beim 12 wöchentlichen Foetus (s. Taf. XV, Fig. 3) auf dem Gesammtbilde. Man sieht direct oberhalb des Oberkiefers einen kleinen, strichförmigen Schatten, der nur dem Nasenbein angehören kann. Von der Fläche aus betrachtet erkennt man ihn nicht, da die Schatten des harten Gaumens und der Nasenbeine zusammenfallen müssen.

Ebenso ist es mit dem Thränenbein. Es sind zu minutiöse Bildungen, um mit Sicherheit aus den Projectionsbildern herausgefunden werden zu können.

Von dem Visceralknochen entzieht sich der röntgographischen Untersuchung in situ das Zungenbein, das auch erst gegen Ende des embryonalen Lebens von mehreren Punkten aus zu ossificiren beginnt und zum grössten Theil aus dem zweiten Kiemenbogen hervorgeht. Dagegen lassen sich Oberkiefer, Unterkiefer und Gaumenbein röntgographisch nachweisen.

Der Oberkiefer entsteht bekanntlich aus vier Knochen. Das eine Paar entwickelt sich auf den Oberkieferfortsätzen zu beiden Seiten des Nasenknorpels, das andere Paar ist das sogen. Zwischenkieferpaar und erscheint auf dem zwischen den Nasenlöchern gelegenen Theil des Stirnfortsatzes. Auf meinen Bildern jedoch konnte ich die Trennung des Oberkiefers in seine einzelnen Bestandtheile nicht mit Sicherheit constatiren. Besser ist es mit dem Gaumenbein, das dem Oberkieferfortsatz entgegenwächst und mit ihm zusammen den knöchernen Gaumen bildet. S. Taf. XVII, Fig. 13. Man sieht deutlich auf dem ersten Basisbild aus der dreizehnten Woche zwei horizontal gerichtete, mit einer leichten Concavität nach unten versehene Knochenstriche, die in der Medianlinie noch nicht

verschmolzen sind. Sie werden breiter auf den folgenden Bildern und dokumentiren sich schliesslich beim Neugeborenen als horizontal gestellte Lamellen, sie biegen nach hinten parallel dem Schatten des Vomer um und gehen in einen dunklen Schatten über, in dem man wohl die Oberkieferfortsätze vermuthen kann. Es können aber auch die Schatten der Jochbeine sein, die sich an dieser Stelle mit dem Oberkieferschatten decken müssen. Bessere Bilder vom Ober- und Unterkiefer geben seitliche Aufnahmen. Letzterer macht ja entwicklungsgeschichtlich ebenfalls einen verwickelten Gang durch, auf den ich hier nicht eingehen will, da man ihn röntgographisch zu wenig verfolgen kann. Nur so viel sei erwähnt, dass der knöcherne Unterkiefer ursprünglich eine paarige Bildung ist, die erst nach der Geburt zu einem Stück verschmilzt. So sieht man bei einem exarticultirten und röntgographirten Unterkiefer eines Neugeborenen deutlich in der Medianlinie noch eine 1 Millimeter breite trennende Knorpelschicht. Die seitlichen Aufnahmen eines neunwöchentlichen Foetus zeigen schon die Knochenspangen des Unterkiefers, während vom Oberkiefer noch nichts zu erkennen ist. Bei einem anderen Foetus dagegen, der annähernd ebenso alt ist, bemerkt man auch deutlich in der Oberkiefergegend einen Knochenschatten. Bei den Zwillingen aus der zwölften Woche (s. Taf. XV, Fig. 3 u. 4), deren Kopf allerdings von vorne aufgenommen ist, kann man doch im Gesicht zwei Schatten lateral von der Medianlinie als dem Unterkiefer gehörig und zwei 4 Millimeter darüber befindliche, als zum Oberkiefer gehörig ansprechen.

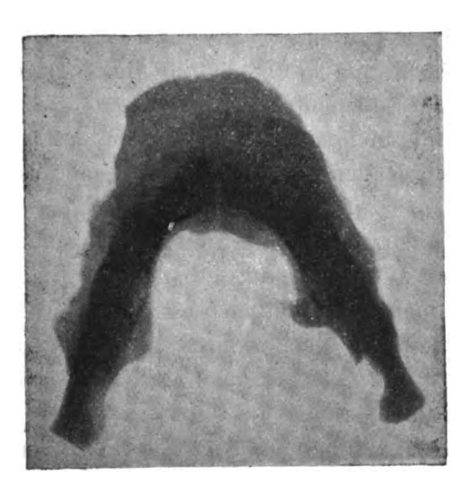


Fig. 11.

Ganz ausgezeichnet scharf sieht man Unter- und Oberkiefer bei einem 13 wöchentlichen Foetus (s. Taf. XV, Fig. 6). Man erkennt hier schon am Unterkiefer die Alveolarfortsätze, welche sich vorne

in der Gegend der späteren Schneidezähne zuerst anlegen. Am Oberkiefer ist davon um diese Zeit noch nichts zu entdecken.

Bei einem 20 wöchentlichen Foetus dagegen trägt auch die Region der Schneidezähne des Oberkiefers deutlich auf dem Röntgogramm erkennbare Alveolarfortsätze.

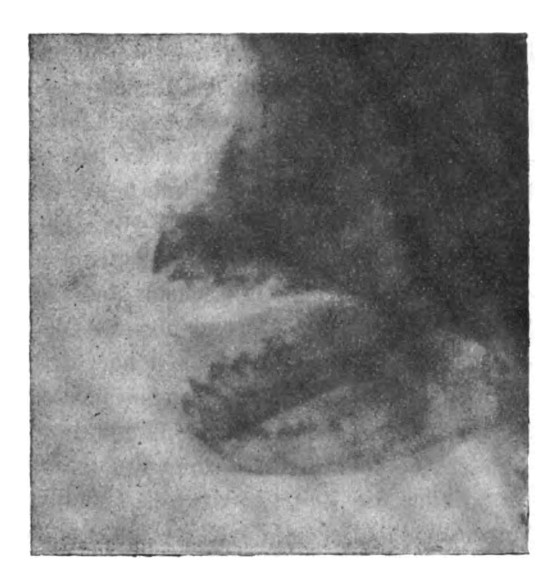


Fig. 12.

Bei 26 wöchentlichen Früchten sieht man, wie innerhalb der Alveolarfortsätze die Zähne angelegt sind. Sie ragen als spitze Zacken aus dem Niveau des betreffenden Kiefers hervor. Beim Neugeborenen endlich sieht man in den Alveolarfortsätzen ausser den Schatten der Schneidezähne auch noch die der Backenzähne.

II. Die Entwicklung des Extremitäten-Skelets.

1. Schultergürtel.

Clavicula.

Die Clavicula ist entwicklungsgeschichtlich wohl nächst einigen Schädelknochen der interessanteste Knochen des menschlichen Skelets. Denn nicht nur dadurch, dass sie der erste Knochen ist, welcher ossificirt, gewinnt sie unser Interesse, sondern auch durch die eigenthümlichen Vorstufen, die sie bis zur Verknöcherung durchläuft, Phasen, die lange Zeit eine Controverse unter den Embryologen offen liessen, ob die Clavicula ein Theil des Schultergürtels oder ein besonderer Belegknochen ist. Es ist nicht möglich, röntgographisch diese Frage zu entscheiden, weil uns bekanntlich der X-Strahl nur den Ossifikationsvorgang, die Kalkablagerung, nicht aber die Vorstufen der Ossifikation, nicht die microscopischen Beziehungen des Knochens zu seiner

Umgebung bildlich zeigt. Es sei mir jedoch gestattet, mit wenigen Worten die Ansichten der verschiedenen Forscher wiederzugeben.

Gegenbauer hat gezeigt, dass die Bildung des Knochens der Clavicula direct aus dem Mesenchym vor sich geht. Dann erscheinen an beiden Enden Knorpelmassen, die aber nicht genau die morphologische Struktur des embryonalen Knorpels haben, sondern weniger Grundsubstanz besitzen und weicher sind als dieser. Auf Kosten dieser knorpeligen Massen geht nun das Längenwachsthum der Clavicula vor sich. Götte betrachtet die Clavicula als einen zusammengesetzten Knochen, der einerseits mit der echten dermalen Clavicula, anderseits mit dem Procoracoid der Fische homolog ist, und aus der Vereinigung dieser beiden, ursprünglich getrennten Knochen hervorgegangen ist. Auch nach Rathke soll die Clavicula in continuirlichem Zusammenhang mit dem Coracoscapularbogen entstehen.

Soviel über die Art ihrer Entstehung.

Ueber die Zeit, in der die Ossifikation einsetzt, sind die Autoren sich alle einig. C. Bruch war wohl der Erste, welcher darauf hinwies, dass die Clavicula derjenige Knochen des Menschen ist, welcher zuerst ossificirt. Gegenbauer beschreibt einen Embryo von 18 Millimeter, der aus der siebenten Woche stammte. Die Clavicula war ein kleines, weiches Stäbchen von 3 Millimeter Länge, das in der Mitte einen kleinen Knochenkern besass. Kölliker's Embryo war 2,5 Centimeter lang und 18 Tage alt: Es zeigte sich im Innern der Clavicula die erste Verkalkung, die im weiteren Verlauf zu einem Gewebe führte, das immer mehr Aehnlichkeit mit Knochen erhielt, sodass auch Kölliker von der siebenten Woche ab von einer Ossifikation der Clavicula spricht.

Bei meinem jüngsten Embryo von 3 Centimeter Länge (s. Taf. XV, Fig. 1), den ich für 7 bis 8 Wochen alt halte, ist in der Clavicula noch kein Ossifikationskern durch Röntgenstrahlen nachweisbar. Dagegen ist die Clavicula schon beim nächsten Embryo (s. Taf. XV, Fig. 2), der nur 4 Millimeter länger ist, zu erkennen. Sie ist in einer Länge von $3^1/_2$ Millimeter ossificirt, und zwar ist die Kalkablagerung am scapularen Ende stärker als am sternalen, weil die Schatten sternalwärts lichter werden. Diese stärkere Kalkablagerung sieht man auch auf dem Bilde eines etwas älte-

ren, 12 wöchentlichen Embryo von 5,8 Centimeter Länge (Taf. XV, Fig. 3). Bei diesem Foetus reicht der Schatten der Clavicula medianwärts, gerade bis zur Linie der Wirbelbogen. Die Clavicula beginnt bei diesem Foetus auch schon aus der geraden Linie in die geschwungene überzugehen, denn man sieht scapularwärts eine Concavität nach unten, sternalwärts eine solche nach oben.

Auf die Messung des Claviculaschattens will ich verzichten, weil die Clavicula zu weit von der photographischen Platte entfernt liegt und deshalb die Maasse zu gross werden. Auch wird die Form der Clavicula um so undeutlicher und ungenauer, je dicker das Individuum wird. So sehen wir z. B. schon bei dem Röntgogramm eines 20 wöchentlichen Foetus, wie die Clavicula nur eine einzige starke Concavität nach der Brust zu zeigt. Diese Form prägt sich bei noch älteren Foeten noch stärker aus. Und nimmt man nun gar aus irgend welchen anderen Gründen eine röntgographische Aufnahme mit erhobenem Arm, so erscheint die Längsachse der Clavicula nicht quer, sondern parallel zur Medianlinie des Körpers zu stehen, und die natürliche, leicht S-förmige Gestalt wird übermässig stark auf dem Bilde wiedergegeben. Aus diesen rein technischen Gründen kann man bei älteren Foeten keine sehr guten Bilder von der Clavicula bekommen. Bis zur Geburt hin erscheint jedoch die Clavicula auf meinen Bildern stets als ein einziger Knochen. Die von W. K. Parker am sternalen Ende der Clavicula beschriebenen besonderen Ossifikationscentren, das sogen. Präcoracoid, habe ich nicht gesehen.

Scapula.

Die Scapula ist einer von denjenigen Knochen, welche bei der röntgographischen Aufnahme der photographischen Platte sehr nahe zu liegen kommt, jedenfalls so nahe wie nur möglich, nur durch die Haut und die nicht dicke Scapularmuskulatur getrennt. Die Röntgogramme, die wir in situ von der Scapula gewinnen, sind durchweg als gute zu bezeichnen. Bevor ich jedoch zur Beschreibung meiner eigenen Untersuchungen schreite, will ich kurz die von den bekannteren Embryologen aufgezeichneten Resultate über die Entwicklung der Scapula niederlegen.

Am eingehendsten hat wohl W. K. Parker über die Entwicklung der Scapula gearbeitet. Er sagt, dass schon bei einem

menschlichen Embryo von circa 13 Centimeter Länge die Form der Scapula der späteren sehr ähnlich ist und bereits zur Hälfte der Ausdehnung verknöchert ist. Dadurch, dass die Präscapulargegend sehr klein, das Acromion sehr stark ausgebildet ist, unterscheidet sich das embryonale Schulterblatt am auffälligsten von dem späteren ausgebildeten. Bei einem noch kleineren, 6 Centimeter langen Embryo ist das Acromion noch stärker und noch mehr nach der Clavicula zu geneigt, während die Präscapulargrube noch kleiner ist. Die Spina Scapulae bildet als starke Leiste die Verlängerung des Acromion. Der Processus coracoideus ist noch sehr klein und mit der Clavicula durch ein fibröses Band verbunden. Er hat ein eigenes Ossifikationscentrum, das aber vor der Geburt noch nicht auftritt. Das Acromion hat ebenfalls seine eigenen nach der Geburt auftretenden Ossifikationscentren. Ferner sind noch besondere Ossifikationscentren am unteren Winkel der Scapula und am oberen Abschnitt der Cavitas glenoidalis.

Kölliker gibt an, dass die Ossifikation im Anfang des dritten Monats mit einem mittleren Kern einsetzt, der sich bald über den ganzen Knorpel ausdehnt. Beim Neugeborenen sind von der Ossifikation noch ausgeschlossen: der hintere Rand und der untere Winkel der Scapula, der Processus coracoideus, die Cavitas glenoidalis, die Spina Scapulae und das Acromion.

Minot, Hertwig, Kollmann, Gegenbauer, Schultze halten sich an die Angaben von Kölliker.

Bei dem schon häufiger von mir erwähnten Embryo (s. Taf. XV, Fig. 2) von 3,4 Centimeter Länge und 2 Gramm Gewicht, bei dem schon sieben Rippen und die Clavicula Ossifikationskerne erhalten hatten, den ich in die neunte Woche stellte, ist von einer Ossificirung der Scapula noch nichts zu sehen. Bei einem Embryo der zehnten Woche sieht man einen scharfen Ossifikationsschatten in der Nähe der Cavitas glenoidalis, der nach dem unteren Winkel der Scapula zu an Intensität abnimmt. Auf den Röntgogrammen (Taf. XV, Fig. 3 u. 4), welche von 5,8 und 6,3 Centimeter langen Zwillingen herstammen, deren Alter ich auf 12 Wochen schätze, sieht man dasselbe, aber deutlichere Bild. Von einem Schatten des Acromion und des Processus coracoideus ist noch nichts zu erkennen. Bei einem etwas älteren Embryo aus der (Taf. XV, Fig. 6) dreizehnten Woche sieht man die Mesoscapularleiste einen intensiveren Schatten

bekommen, d. h. es wird in der Spina scapulae die Kalkablagerung eine stärkere. Nach der Clavicula zu hebt sich aus dem Niveau des dreieckigen Scapularschattens ein kleinerer Schatten hervor, die Verlängerung der Mesoscapularleiste: das Acromion wird deutlich. Dieser Embryo war circa 9 Centimeter lang, steht also zwischen den vorhin erwähnten Parker'schen Embryonen. Dass bei mir so relativ wenig noch vom Acromion zu sehen ist, während Parker die Mächtigkeit des embryonalen Acromion so sehr betont, liegt an der Qualität der Substanz. Parker beschreibt das knorpelige Acromion, ich das knöcherne. Auf den nun folgenden Bildern von 14- und 15 wöchentlichen Embryonen erkennt man schon deutlich die endgültige Form der Scapula. Die Ossifikation ist im Bereiche der Spina am stärksten, das Acromion erhebt sich deutlich über der Cavitas glenoidalis. Nach unten zu ist die Ossifikation vorgeschritten bis zur Höhe des dritten Intercostalraumes. Die Ossifikation schreitet nun nach abwärts weiter, sodass sie in der zwanzigsten Woche (s. Taf. XV, Fig. 9) am unteren Winkel bis zur vierten Rippe gelangt ist. Die Ränder der Cavitas glenoidalis werfen um diese Zeit auch einen scharfen Schatten, müssen also ebenfalls ossificirt sein. Das Acromion ist beträchtlich gewachsen und wölbt sich noch stärker über der Caritas nach dem Humerus hin. Dieselben Bilder in allmählich langsam steigendem Maassstabe geben ältere Früchte von 22, 26 und 28 Wochen: Man sieht die natürliche Gestalt der Scapula (Taf. XVI, Fig. 10 u. 11), man sieht die starke Kalkablagerung im Umkreis der Cavitas, nach der Spina hin, dem Acromion und nach unten zu. Die Cavitas selbst und die Ränder der Scapula bleiben frei. Eine Ossifikation des Coracoideus ist niemals vor der Geburt nachzuweisen. Ganz interessant ist es auch, zu beobachten, wie bei verschiedenen Stellungen des Armes das Röntgenschattenbild der Scapula ein anderes wird. Ich konnte dies namentlich gut bei einem cephalopagen Paar sehen, das in seinen sämmtlichen Knochen normale Verhältnisse bot. Es stammte aus der zweiunddreissigsten Woche. Ich konnte auf einer Platte durch die verschiedene Lagerung der vier oberen Extremitäten vier verschiedene Röntgogramme von der Scapula erhalten. Allen war die schon vorhin genannte scharfe Ossifikationsgruppirung eigen. Bei allen trat immer Spina und Acromion deutlich hervor. Bei erhobenem Arm sah man gut die Cavitas glenoidalis,

weniger gut die suprascapulare Grube, die ihrerseits recht scharf und gross hervorkam, wenn der Arm gesenkt wurde. Auch konnte man ganz hübsch die von der Spina als Centrum fächerförmig ins Acromion ausstrahlenden Knochenbälkchen erkennen. Ebensolche Verhältnisse zeigen die Röntgogramme von Neugeborenen. Wir können also sagen, dass die Scapula bei der Geburt des Embryo ihre knöcherne Gestalt mit Ausnahme des Processus coracoideus erhalten hat, dass zwar an den Rändern der Scapula, an der Spina, am Acromion, am Processus coracoideus und an der Cavitas glenoidalis noch Knorpel ist, dass die aber in einzelnen dieser Theile, so am Acromion in späteren Jahren noch auftretenden accessorischen Kerne die Gestalt der Scapula nicht wesentlich verändern.

2. Beckengürtel.

Ueber die Entwicklung des menschlichen Beckens verdanken wir H. Petersen wichtige Aufschlüsse. Am Anfang des zweiten Monats bei Embryonen von etwa 3 Centimeter Länge verdichtet sich das Mesenchym, in dem die Bildung des knorpeligen Beckens vor sich geht. Sie ist am Anfang des dritten Monats vollendet. Während ihrer Ausbreitung stösst sie auf drei riesige Nerven, durch die sie gezwungen wird, eine dreistrahlige Form anzunehmen. Der eine Strahl, der das Os ileum bildet, wächst dorsalwärts zwischen Nervus cruralis und Nervus ischiadicus nach dem ersten Kreuzbeinwirbel zu. Der Strahl, aus dem das Os pubis entsteht, wächst schräg nach abwärts zwischen Nervus obturatorius und Nervus cruralis, und der dritte Strahl, der sich zwischen Nervus obturatorius und ischiadicus drängt, bildet das Os ischium. Das Ileum wächst rasch, während die beiden andern durch Vereinigung ihrer ventralen Enden das Foramen obturatorium bilden. An der Bildung des Acetabulum sind alle drei betheiligt. Es entspricht somit der Cavitas glenoidalis, denn es theilt wie diese die Anlage des Gürtels in einem dorsalen Abschnitt, Pars iliaca, und einen ventralen, Pars ischiopubica. Ueber die Ossifikation dieser Abschnitte berichtet uns Kölliker: Im dritten bis vierten Monat tritt ein Knochenkern im Darmbein auf, im vierten bis fünften Monat ein anderer im absteigenden Ast des Os ischii und zuletzt im fünften bis siebenten Monat tritt ein Kern im horizontalen Schambeinast auf. Bei der Geburt ist

die Ossifikation noch nicht eingeleitet: im Darmbeinkamm, am Rand und am Grunde der Pfanne, im absteigenden Schambein- und aufsteigenden Sitzbeinast, im Sitzbeinhöcker und Sitzbeinstachel. Kollmann erwähnt noch, dass die Ossifikation des Os ischii und des Os pubis zuerst an den der Pfanne nähergelegenen Theilen einsetzt. Hertwig, Schultze und Minot machen dieselben Angaben.

Die frühesten Stadien (s. Taf. XV, Fig. 1 u. 2) meiner röntgographisch untersuchten Foeten zeigen im Beckengürtel noch keine Ossifikationscentren. Bei einem elfwöchentlichen Foetus (Taf. XV, Fig. 5) sah ich zuerst in der Gegend des Os ilei jederseits einen Ossifikationskern. Derselbe war länglich oval mit der Spitze nach unten und innen, also nach dem Lumen des Beckens gerichtet. Sein unterster Pol war vom Oberschenkelkern 4 Millimeter entfernt, die Distanz beider Kerne, am unteren Ende gemessen, betrug $5^1/_2$ Millimeter. Dieselben Kerne, schärfer im Centrum, mit leichter, hellerer Ausstrahlungszone nach der Peripherie zeigten zwei Röntgogramme von 12 wöchentlichen Foeten (Taf. XV, Fig. 3 u. 4). Auch hier bemerkt man eine Wachsthumstendenz von unten innen nach oben aussen, sodass die verlängert gedachten Axen der Ossifikationscentren sich in der Medianlinie des Körpers schneiden würden, und zwar etwas oberhalb einer Linie, die man sich durch die centrale Ossifikationsgrenze der beiden Femurknochen gelegt denken kann. Die Entfernung beider Ossifikationspunkte betrug nur 4 Millimeter. Dies ist aus der geringeren Grösse dieser letzteren Frucht zu erklären, die, wenn auch an Grösse und Gewicht hinter dem erstgenannten Foetus stehend, doch nach ihrer äusseren Form, wie vor Allem nach dem Fortschritt in der Ossifikation älter sein müsste als der elfwöchentliche Foetus. Die bei diesen dreien zu Tage tretenden Differenzen in den Verhältnissen: Grösse, Gewicht einerseits, Ossifikation anderseits lassen sich daraus erklären, dass wir es einmal mit eineiigen Zwillingen, also mit zwei Uterusbewohnern, das andere Mal mit einem einzigen Uterusbewohner zu thun haben, dass die Nahrungszufuhr, die die Mutter spendet, ihm also nicht getheilt, sondern ganz zukommt, er also auch grösser werden muss als ein ebenso alter, aber nicht so günstig gestellter anderer Foetus.

In der dreizehnten Woche (Taf. XV, Fig. 6) sehen wir, dass die

ursprünglich ovale Form des Verknöcherungscentrums eine rundliche geworden ist, die aber wieder nach unten und innen die stärkste Verkalkung durch den intensivsten Schatten ankündigt. Der schon bei den beiden vorigen angegebene Abstand beträgt hier 6 Millimeter. Er liegt in gleicher Höhe mit dem auf diesem Bilde sichtbar gewordenen Kreuzbeinwirbel. In der vierzehnten Woche sieht man, wie das knöcherne Os ilei sich mehr und mehr zur Beckenschaufel differenzirt. Es wird schaufelförmiger, indem die Peripherie stärker wächst an der Aussenseite und an der Innenseite an Wachsthum zurückbleibt. Dadurch aber, dass an der Innenseite, also nach dem Beckenlumen hin, oben und unten stärkere Kalkablagerung stattfindet, entsteht ein scharf pointirter knöcherner Pfeiler (Fig. 6), von dem der obere nach dem Kreuzbein, der untere nach der knorpeligen Pfanne zu strebt. Der Abstand dieser beiden Pfeiler beträgt oben $7\,^1/_2$, unten 9 Millimeter. Bei diesem 14 wöchentlichen Foetus ist der mediane Durchmesser des Schattens der Beckenschaufel grösser als der vertikale horizontale, während bei dem nächstfolgenden 15 wöchentlichen Foetus das Umgekehrte der Fall ist. Bei diesem letzteren bemerkt man ausser der leichten Concavität zwischen den beiden genannten stärksten Ossifikationspfeilern noch eine kleinere, ganz leichte Concavität lateral von dem distalen Pfeiler: das ist die erste Andeutung des Theiles der knöchernen Pfanne, der vom Os ilei geliefert wird. Die beiden vorhin genannten Distanzen messen: die obere 6, die untere $8^1/_2$ Millimeter.

Das Röntgogramm eines 15- bis 16 wöchentlichen Foetus lässt ausser der allgemeinen Vergrösserung des Os ilei noch erkennen: 1. einen leichten Vorsprung innerhalb der medialen Concavität, 2. eine Sonderung der unteren Concavität durch einen vorspringenden Knochenschatten in zwei seichte Gruben. Die mediale ist die spätere Pfannengegend, die laterale wird zum unteren Ausschnitt des Darmbeinkammes. Sie entspricht der Linie Spina anterior superior — oberer Pfannenrand —. Die obere der in's Becken schauenden Concavitäten entspricht der späteren Symphysis sacroiliaca, der entsprechende Knochenpfeiler der Spina posterior inferior. Die distal von diesem Pfeiler gelegene Grube entspricht dem seitlichen Knochenring der Apertura pelvis inferior. Wir können jetzt an dem Röntgogramm des Beckens drei Abstände messen, einen oberen von $7^1/_4$ Millimeter,

einen mittleren von $7^1/_4$ Millimeter und einen unteren von 9 Millimeter Länge. Bei demselben Foetus, also in der fünfzehnten bis sechszehnten Woche, sah ich auch zuerst einen Ossifikationskern im absteigenden Ast des Os ischii auftreten. Es war ein kleiner punktförmiger Kern, der von dem entsprechenden der anderen Seite einen Abstand von 4 Millimeter hatte und vom unteren Pfannenrand 5 Millimeter, von der oberen Ossifikationsgrenze des Oberschenkels $6^1/_2$ Millimeter entfernt war. Die Tendenz dieses Kernes im Os ischii zu ossificiren, geht zunächst nach oben und unten hin und ist stärker als nach der Seite hin, denn man sieht bei einem etwas älteren Foetus, dass aus dem Ossifikationspunkt des Os ischii eine senkrechte Linie geworden ist. Diese Ossifikationslinie hat in der zwanzigsten Woche eine Länge von 4 Millimeter erreicht. Um diese Zeit hat der Ossifikationskern auch eine geringe Breite bekommen, so dass man die Gestalt des Os oschii jetzt eine länglich-runde nennen kann, die eine medianwärts schauende leichte Concavität besitzt. Die Abstände des oberen und unteren Poles beider Os ischii betragen jedesmal 7 Millimeter.

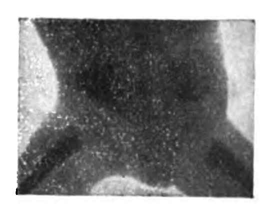


Fig. 13.

Das Os ilei hat in der zwanzigsten Woche (s. Fig. 9) schon eine grosse breite Schaufel, an der die vier erwähnten Concavitäten gut zu erkennen sind. Die Abstände der entsprechenden Knochenpfeiler betragen oben 9 Millimeter, in der Mitte 10 und unten 12 Millimeter.

In den folgenden Wochen wachsen nun das knöcherne Os ilei und das Os ischii weiter aus, und ihre entgegenstrebenden Pole nähern sich mehr und mehr in der Gegend des Acetabulum. Um diese Zeit, etwa in der fünfundzwanzigsten Woche, beginnt auch die Ossifikation im dritten Beckenknochen, im horizontalen Ast des Os pubis. Erst mit dem Auftreten dieses Knochens gewinnt das Röntgogramm des Beckens grössere Aehnlichkeit mit der späteren definitiven Form. Zunächst documentirt das Os pubis sich als ein schmaler stäbchenförmiger Knochenkern (s. Fig. 12), der die Neigung hat, nach unten und medianwärts zu wachsen. Der Winkel aber, der aus der Wachsthumsrichtung der beiden Schambeinäste entsteht, ist viel grösser, als der der Sitzbeinäste,

so dass die verlängerten Axen des Os pubis-Astes sich noch innerhalb des Beckens schneiden müssen.

Durch das Auftreten der Os pubis-Kerne gewinnen wir wieder ein Beckenmaass mehr: den Abstand der horizontalen Schambeinäste, den wir wieder oben und unten messen können. Der untere beträgt bei einem Foetus von 25 Centimeter Länge, der aus der dreissigsten bis zweiunddreissigsten Woche stammt,



Fig. 14.

5 Millimeter. Es ist der geringste Durchmesser im Becken. Die anderen Maasse des röntgographirten Beckens sind besser aus der umstehenden Tabelle ersichtlich.

In den beiden letzten Monaten bis zur Geburt hin treten nun keine neuen Kerne im Becken mehr auf. Es nehmen jedoch die knöchernen Theile mehr und mehr ihre endgültige Gestalt

an. So kann man z. B. das Tuberculum pubis schon deutlich als eine keulenförmige Anschwellung am medialen Ende des Schambeinastes erkennen. Auf dem Röntgogramm eines skeletirten Beckens von einem Neugeborenen übersieht man sehr schön, welche Theile vom Becken noch knorpelig sind. Vor allen fällt ein grosser Knorpelfirst an der Peripherie des Darmbeins auf, ferner ist eine knöcherne Pfanne noch nicht gebildet, die Conturen der Pfanne sind noch unscharf, knorpelig. Die Symphyse ist noch von breiten Knorpelmassen ausgefüllt. An der Tuberositas und der Spina ischii sind noch keine Kalkablagerungen zu erkennen. Der aufsteigende Ast des Sitzbeins und der absteigende Ast des Schambeins haben noch keine Knochenkerne, so dass also der Schamwinkel bei der Geburt noch ganz von Knorpelmassen gebildet ist. Auch die feinere Knochenstruktur lässt dies letztgenannte Röntgenbild erkennen. So bemerken wir im Os ilei, nahe seinem inneren Rande ein Ossifikationscentrum, von dem aus die Knochenbälkchen fächerförmig an die Peripherie ausstrahlen, also nach aussen hin divergiren, während im horizontalen Schambeinast eine Längslagerung der Knochenbälkchen zu erkennen ist. Das Os ischii zeigt keine feineren Strukturverhältnisse auf dem Bilde.

Zum Schluss meiner Besprechung des Beckens will ich noch erklären, weswegen ich versucht habe, röntgographisch Beckenmaasse zu gewinnen. Auf den ersten Blick erscheint die Messung eines röntgographirten Beckens als zwecklos, weil man ja nach dem veränderten Verhältniss zwischen Röntgenröhrenstellung und Abstand vom Becken verschiedene Formen erhalten muss. Wenn man aber bei jedem Becken genau dieselbe Einstellung beobachtet, dann muss man auch möglichst genaue homologe Maasse bekommen, und das ist von mir geschehen. Ich glaube, dass man durch exact angestellte röntgographische Beckenmessungen vielleicht schon im foetalen Zustand einen Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Becken wird herausfinden können, und dass es gelingen wird, auf diese Weise schon im foetalen Zustand Beckenanomalien nachzuweisen. Deswegen habe ich die kleine Tabelle beigefügt.

Tabelle I.
Zur Entwicklung des Beckens.
Röntgographische Beckenmaasse 1).

Alter	Geschlecht	Dist. iliaca interna sup.	Dist. iliaca interna med.	Dist. iliaca interna inf.	Dist. iliaca externa sup.	Dist. iliaca externa med.	Dist. iliaca externa inf.	Dist. ischiadica interna sup.	Dist. ischiadica interna inf.	Dist. pubica interna med.
11 Wochen	m.	—	—	5½	—	—	—	—	—	—
12 „	m.	—	—	4	—	—	—	—	—	—
13 „	w.	—	—	6	—	—	—	—	—	—
13—14 „	w.	7½	—	9	—	—	13	—	—	—
13—14 „	m.	7½	—	9	—	—	12½	—	—	—
13—14 „	w.	8	—	9½	—	—	14	—	—	—
13—14 „	w.	8	—	10	—	—	15	—	—	—
14—15 „	m.	8	8	9	—	18	14½	—	—	—
17 „	m.	9	11	12	—	26	16	8	8	—
18 „	w.	12	13	14	—	36	19	10	9½	—
24 „	w.	18½	19	21	—	49	29	16	14	—
25 „	w.	16	17	19	—	46	24	13	12	—
7 Monate	m.	18	22	26	—	51	32	22	18	9
8 „	w. } Zwill.	16	19	20½	—	43	26	17	13½	5½
8 „	w. } Zwill.	16	19	20½	—	45	26	17	13½	5½
9 „	w.	22	24	29	35	74	38	24	20	8
9 „	m.	24	27	35	40	79	43	29	19	7
10 „	w.	26	28	32	39	70	52	29	22	6

III. Die Entwicklung der Extremitätenknochen.

Die eingehendste Arbeit über die Entwicklungsgeschichte der Knochen der Extremitäten verdanken wir Schwegel. Ausserdem sind über den Verlauf der Verknöcherung besonders in Quain's Anatomie werthvolle Daten niedergelegt, die ich zum

1) Es sind gemessen die nächsten resp. fernsten Abstände der vorspringendsten Knochenschatten.

So entspricht die Dist. iliaca int. sup. dem obern Abstand der symphysis sacro iliaca, die Dist. iliaca int. med. dem untern Abstand der symphysis sacro iliaca, die Dist. iliaca int. infer. dem Abstand der Apertura pelvis am untern Ende des Os ilei, die Dist. iliaca ext. sup. dem Abstand des höchsten Kuppen des Os ilei, die Dist. iliaca ext. med. dem weitesten Abstand der seitlichen Beckenschaufelränder, die Dist. iliaca ext. inf. dem Abstand der seitlichen oberen Pfannränder des Os ilei-Theiles, die Dist. ischiadica dem innern obern resp. untern Abstand der Fläche der absteigenden Sitzbeinastes, die Dist. pubica dem Abstand des horizontalen Schambeinastes, am prominirendsten Punkte der inneren Fläche gemessen.

Vergleich mit meinen Arbeiten anführen werde. Zur Entwicklung des Skelets der vorderen Extremitäten haben dann namentlich Henke und Reiher und E. Rosenberg, ferner Kölliker und Emery werthvolle Beiträge geliefert.

Die obere Extremität ist ursprünglich ungegliedert angelegt. Sobald sie jedoch aus dem mesenchymalen Zustand zur Knorpelbildung übergeht, wird die spätere Gliederung durch das Auftreten entsprechend vieler einzelner Knorpelcentren angedeutet. Schon in der sechsten Woche sind fast alle knorpeligen Skeletstücke der oberen Extremität vorhanden, und in der achten Woche, wo die Phalangen erst knorpelig werden, beginnt auch nach Quain die Ossifikation. Sie setzt zuerst im Humerus ein, in der Nähe der Mitte der Diaphyse. Um dieselbe Zeit tritt auch ein Knochenkern im Radius auf, etwas später erst folgt der in der Ulna. Die Epiphysenkerne erscheinen alle erst nach der Geburt. Die Metacarpalknochen und Phalangen entstehen in der Regel aus einem Hauptcentrum für die Diaphyse und aus einer Epiphyse. Auch hier setzt die Ossifikation erst nach der Geburt ein, während sie in den Diaphysen ebenfalls in der achten bis neunten Woche beginnt (Quain). Hertwig und Kollmann geben dasselbe an. Kölliker erwähnt noch, dass die Reihenfolge der Ossifikation in den Metacarpen und Phalangen eine bestimmte ist. Sie ossificiren im vierten Monat, und zwar tritt zuerst ein Kern in dem zweiten, dann dem dritten und ersten, zuletzt dem vierten und fünften Metacarpus auf. In derselben Reihenfolge und um dieselbe Zeit ossificiren die Phalangen. und zwar die der ersten Reihe zuerst.

Mein erster Foetus (s. Taf. XV, Fig. 2), bei dem ich Ossifikationskerne in der oberen Extremität sah, war neun Wochen alt. Es waren schon Kerne im Humerus, im Radius und in der Ulna vorhanden. Während die beiden letzt genannten Knochen erst punktförmige Kerne hatten, sah man im Humerus schon deutlich einen länglichen Kern, der vom Radius- und Ulnakern ebensoweit entfernt war, wie vom lateralen Ende der Clavicula. In der Hand sah man vier ganz feine Kerne, welche dem ersten, zweiten, dritten und fünften Metacarpus angehörten. Der vierte Metacarpus hatte noch keinen Kern, und ebenso war in den Phalangen noch in keinem Glied ein Ossifikationscentrum zu sehen. Bei drei etwas älteren Foeten (s. Taf XV, Fig. 3—5), die der zehnten bis

zwölften Woche angehörten, sah man sämmtliche Metacarpalkerne und die Kerne der Endphalangen, die also nach unseren Bildern eher auftraten als die Centren der Grund- und Mittelphalangen. In der zwölften Woche hat der Daumen auch in seiner Grundphalanx einen Kern bekommen. Er ist also der erste Finger, welcher für sämmtliche Glieder seine Ossifikationscentren bekommt. Der zweite, dritte und vierte Finger hatten ebenfalls in ihren Grundphalangen schon Kerne, der des fünften Fingers fehlte noch. Bei einem andern, zwölfwöchentlichen Foetus war die Ossifikation in den Handknochen rechts und links nicht ganz gleich. Die rechte Hand hatte zwei Kerne mehr, der linken Hand fehlten in der Grundphalanx des vierten und fünften Fingers diese Kerne. Wieder auf einem anderen Bilde, das von einem vierzehnwöchentlichen Foetus herrührte, bei dem die Metacarpalia schon ansehnliche rechteckige Scheiben waren, bei dem die Kerne der Grundphalangen, namentlich die des zweiten, dritten und vierten Fingers, den punktförmigen Zustand verlassen hatten, sah man im zweiten und fünften Finger in der Mittelphalanx noch nichts von Ossifikation, und auch im dritten und vierten Finger war sie dort erst ganz schwach angedeutet. Der Daumen dagegen hatte seine drei Centren. Das Bild eines fünfzehnwöchentlichen Foetus zeigte in allen Gliedern mit Ausnahme des Mittelglieds vom zweiten Finger alle Ossifikationskerne. Bei einem sechszehnwöchentlichen Foetus endlich vermissten wir keine Kerne in den Fingern mehr. Um diese Zeit, wo also alle Knochen der Extremität, mit Ausnahme der Metacarpalia, Ossifikationscentren haben, sind die Ober- und Unterarmknochen schon zu einer bedeutenden Länge ausgewachsen. Ich habe ihre Länge aus den Röntgogrammen gemessen und zur Länge des Körpers in Verhältniss gesetzt, um vielleicht arithmethische Beziehungen zwischen ihnen aufzufinden. Die beigefügte Tabelle giebt die gefundenen Werthe wieder. Es sind natürlich nicht absolut exacte Messungen, weil ich ja immer nur den Knochenschatten messen konnte. Da aber die Lichtquelle bei allen Aufnahmen gleich weit vom Objekt entfernt war, so musste der Fehler auch bei allen der gleiche sein. Jedenfalls

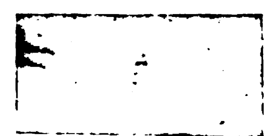


Fig. 15.



Fig. 16.

kann man die Fehler selbst bei der Messung am Objekt nicht viel kleiner machen. Ich habe für das Längenwachsthum der langen Röhrenknochen zu einander und zur Länge des Körpers keine konstanten Verhältnisse finden können. Der Humerus ist in der oberen Extremität in seiner Ossifikation natürlich immer am weitesten vorgeschritten. Anfangs beträgt die Differenz zur Ossifikationslänge des Radius nur $^1/_2$ Millimeter. Bei meinem letzten Foetus dagegen von 40 Centimeter Länge schon 10 Millimeter. Aber das Steigen der Differenz ist kein gleichmässiges. So beträgt sie z. B. bei einem 23 Centimeter langen Foetus nichts. Hier sind der Humerus und der Radius beide 41 Millimeter lang, während bei einem anderen Foetus von 35 Centimeter Länge der Humerus erst 40 Millimeter lang ist. Auch zwischen dem Wachsthum des Radius und der Ulna konnte ich keine konstanten Beziehungen finden. Anfangs ist die Ossifikation der Ulna etwas hinter der des Radius zurück, dann aber überflügelt sie den Radius zuerst um $^1/_2$ Millimeter, dann 1, 2, schliesslich 5 Millimeter, wie ich es bei einem 39 Centimeter langen Foetus fand. Nach dem Ende der Geburt hin übernimmt jedoch das Koochenwachsthum des Radius wieder die Führung.

Die untere Extremität macht genau denselben Entwicklungsgang durch wie die obere. Es bestehen nur in der Zeit kleine Differenzen. So sind beim sechswöchentlichen Embryo schon alle Skelettheile der unteren Extremität knorpelig angelegt, abgesehen von den Endphalangen, die noch völlig aus embryonalem Gewebe bestehen. In der siebenten Woche nun setzt nach Quain bereits die Ossifikation im Femur ein und zwar mit einem Kern für die Diaphyse. Die übrigen Ossifikationscentren am Femur treten erst nach der Geburt auf, selbst das für das untere Femurende. In der Patella tritt ebenfalls keine Verknöcherung ante partum ein. Die Tibia und die Fibula verknöchern in der siebenten Woche. Die anderen Kerne erscheinen alle erst nach der Geburt. Von den Tarsalknochen erhalten vor der Geburt nur der Calcaneus und der Talus Ossifikationskerne, der erste im sechsten Monat, der zweite im siebenten. Bisweilen tritt auch das Cuboid kurz vor der Geburt schon ossificirt auf. Alle anderen Tarsalia bekommen ihre Kerne erst post partum.

Die Metatarsalia und Phalangen stimmen im Verlauf ihrer Verknöcherung mit den entsprechenden Knochen der Hand über-

ein. Die Kerne der Metatarsalia erscheinen in der achten oder neunten Woche, die der Phalangen in der neunten oder zehnten Woche.

Tabelle II.

Verhältniss der Längen des Körpers — Kopf-Steisslänge — zu den Längen der langen Röhrenknochen.

Nr.	Körper	Humerus	Radius	Ulna	Femur	Tibia	Fibula
1	3,4 cm	$1^1/_2$ mm	1 mm	$^3/_4$ mm	2 mm	$1^1/_4$ mm	1 mm
2	5,8 „	$4^1/_4$ „	4 „	4 „	$3^1/_2$ „	3 „	3 „
3	6,3 „	5 „	$5^1/_2$ „	5 „	5 „	$4^1/_2$ „	4 „
4	7,1 „	7 „	$5^1/_2$ „	5 „	6 „	$5^1/_2$ „	5 „
5	9,0 „	11 „	9 „	9 „	10 „	9 „	9 „
6	9,2 „	14 „	$11^1/_2$ „	12 „	14 „	11 „	10 „
7	10,8 „	16 „	10 „	10 „	15 „	12 „	11 „
8	11,5 „	20 „	17 „	18 „	20 „	17 „	16 „
9	14,0 „	24 „	20 „	22 „	23 „	20 „	19 „
10	14,5 „	24 „	20 „	22 „	23 „	20 „	19 „
11	16,2 „	26 „	22 „	24 „	27 „	24 „	23 „
12	19,0 „	34 „	29 „	32 „	37 „	31 „	29 „
13	23,0 „	41 „	41 „	37 „	52 „	41 „	37 „
14	23,4 „	40 „	35 „	38 „	43 „	37 „	37 „
15	24,0 „	44 „	43 „	38 „	57 „	43 „	40 „
16	25,0 „	45 „	34 „	39 „	50 „	42 „	40 „
17	26,0 „	44 „	35 „	39 „	50 „	41 „	39 „
18	29,0 „	47 „	43 „	40 „	54 „	47 „	43 „
19	35,0 „	62 „	52 „	48 „	82 „	63 „	60 „
20	39,0 „	62 „	54 „	59 „	79 „	65 „	60 „

Soweit die Embryologen über die foetalen Ossifikationsprozesse in der unteren Extremität. Meine Röntgogramme bestätigen diese Angaben, bisweilen, so bei der Ossifikation der Metatarsalia und der Phalangen erweitern sie dieselben.

Bei dem neunwöchentlichen Embryo (s. Taf. XV, Fig. 2), bei dem wir an der oberen Extremität die langen Röhrenknochen und die Metacarpalia schön knöchern angelegt sahen, finden wir in der unteren Extremität ebenfalls schon Femur, Tibia und Fibula in ihren Diaphysen mit einem Ossifikationskerne versehen. Auch von ihrer allmählichen Grössenzunahme bis zur Geburt hin habe

ich Aufzeichnungen gemacht, die ebenfalls in der beiliegenden Tabelle zu finden sind. Bei demselben Foetus fehlen die Kerne der Metatarsalia noch. Sie ossificiren also später als die Metacarpalia. Ich sah sie zuerst vollständig ossificirt bei einem zwölfwöchentlichen Foetus (s. Taf. XV, Fig. 3 u. 4). Ihre Kerne waren ganz kleine quadratische Schatten, nur der des zweiten Fingers war etwas länger als die der anderen Finger. Auf demselben Bilde sah man von den Phalangenkernen nur in der distalen Reihe einen einzigen, den der grossen Zehe, und bei einem anderen, ebenfalls zwölfwöchentlichen Foetus auch nur einen einzigen, den der zweiten Zehe. Bis zur vierzehnten Woche treten keine neuen Kerne mehr auf. In der fünfzehnten Woche, wo die Metatarsalia schon eine Grösse von 2 bis 3 Millimeter erreicht haben, sehen wir, dass die vier ersten Zehen in der distalen Reihe Ossifikationskerne haben, das Centrum der kleinen Zehe fehlt noch. Nach diesen Bildern tritt also die Endphalanx zuerst in die Ossifikation ein. Andere Forscher geben an, dass die Kerne zuerst in den Grundphalangen auftreten. Aus diesen verschiedenen Angaben können wir sehen, dass eine Variabilität in der Ossifikationsfolge statt hat. Bilder, die ich nach meiner ersten Arbeit über die Entwicklung der menschlichen Fussknochen verfertigte, bestätigten diese Ansicht, denn ich traf auch Foeten, bei denen nach dem distalen Kern der grossen Zehe erst die Kerne der proximalen Reihe der Grundphalangen auftraten (s. Taf. XV, Fig. 7), und dann erst die Ossifikation in der distalen Reihe beendet wurde. In der achtzehnten Woche (s. Taf. XV, Fig. 8), wo an der Hand schon sämmtliche Knochenkerne mit Ausnahme der Carpalia vorhanden sind, fehlen der Endphalanx der kleinen Zehe und den Mittelphalangen der vierten und fünften Zehe die Ossifikationskerne. Die der zweiten und dritten haben schon kleine punktförmige Kerne bekommen. Auch die grosse Zehe, die ja ausser dem Metacarpus zwei Glieder besitzt, hat alle ihre Kerne, natürlich abgesehen von den epiphysaeren, die überhaupt bei sämmtlichen Gliedern des Fusses erst nach der Geburt kommen. Die restirenden Phalangenkerne kommen noch später als Calcaneus und Taluskerne. So sehen wir bei einer 22 wöchentlichen Frucht die Endphalanx der kleinen Zehe zwar ossificirt, aber die vorhin schon bei der 20 wöchentlichen Frucht beobachteten Kerne der Mittelphalanx von der zweiten und dritten Zehe fehlen hier noch. Auf Bildern

aus der sechsundzwanzigsten Woche (s. Taf. XVI, Fig. 12), auf denen eben der Calcaneuskern erscheint und auf Bildern der dreissigsten Woche, wo man den Talus punktförmig sieht, fehlen immer noch die Kerne der genannten Mittelphalangen. Bei einer 32 wöchentlichen Frucht, wo die Metatarsalia schon neun Millimeter Länge haben, sieht man von den Ossifikationskernen in den Mittelgliedern noch nichts. Sie treten erst kurz vor der Geburt auf. Bei Neugeborenen waren sie jedenfalls immer vorhanden.



Fig. 17.

Als Ossifikationszeitpunkt des Calcaneus und des Talus geben die Embryologen übereinstimmend den sechsten resp. siebenten Monat an. Ich habe den Calcaneus zuerst gesehen bei einem eineiigen Zwilling von 270 Gramm Körpergewicht) Alkohol-Conservirung). Er musste seiner äusseren Form nach aus der fünfundzwanzigsten Woche stammen. Sein Zwillingsbruder, der an Körpergewicht 220 Gramm schwer er war, hatte den Calcaneuskern noch nicht, sicherlich eine merkwürdige Thatsache, über die ich mich andernorts ausgelassen habe. Der Calcaneuskern ist ursprünglich rund und meistens unpaar. Einmal jedoch habe ichihn auch, bei einer sechsundzwanzigwöchentlichen Frucht, doppelt gesehen.



Fig. 18.

Der Talus tritt etwas später auf als der Calcaneus. Die Embryologen geben den Zeitunterschied auf ein bis zwei Monate

an. Das stimmt auch einigermaassen mit meinem Röntgogramm. Ich sah ihn zuerst bei einer Anfangs des achten Monats stehenden Frucht. Er war ein kleiner stecknadelkopfgrosser Punkt, während der Schatten des Calcaneuskernes etwa linsengross war. Beide Kerne werden nun grösser und verlieren am Ende des foetalen Lebens ihre runden Schatten immer mehr und mehr, der des Talus wird oval, der des Calcaneus mehr rechteckig mit leicht abgerundeten Ecken und einer kleinen Delle an seiner Oberfläche, d. h. die Gelenkfläche mit dem Körper des Talus markirt sich schon jetzt auf dem Röntgogramm. Die Umrisse der beiden Knochen sind immer ganz scharf, nur ein einziges Mal habe ich bei einem Neugeborenen die Peripherie zackig-verschwommen gesehen. Die Frucht war auf Lues verdächtig.

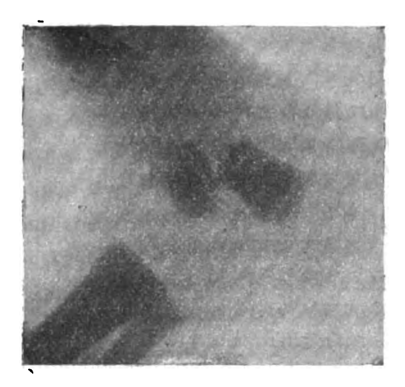


Fig. 19.

Ich habe nun noch auf einen Punkt bei der Entwicklung des Fussskelets einzugehen, der auch von einem gewissen forensischen Interesse ist. Ich meine das Auftreten des unteren Femurepiphysenkernes und des Kernes des Cuboid. Ersterer ist der einzige epiphysaere Kern, der vor der Geburt erscheint. Minot sagt allerdings, dass er erst kurz nach der Geburt sich zeige, Hertwig lässt es unentschieden: sein Vorhandensein spreche jedoch für die Reife der Frucht, während sein Fehlen das Gegentheil nicht beweise. Ich habe ihn bei zwei ausgetragenen Früchten gesehen, während bei denselben Früchten das Cuboid noch nicht verknöchert war. Das eine Mal war der Epiphysenkern eine ovale Scheibe von 3:2

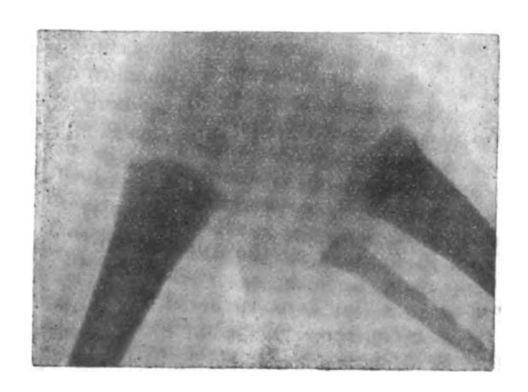


Fig. 20.

Millimeter Durchmesser, das zweite Mal betrug sein grösster Durchmesser 4 Millimeter, während der untere Durchmesser des Femur 14 Millimeter gross war.

Das Cuboid habe ich nur ein einziges Mal bei einem neugeborenen, allerdings übertragenen Kinde von 58 Centimeter Länge gesehen.

Literatur-Verzeichniss.

Fortschritte auf dem Gebiete der Röntgenstrahlen Bd. 1—6, Bd. II 1—4.

Gegenbauer: Lehrbuch der Anatomie des Menschen.

Götte: Zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Arch. für mikr. Anat. Bd. 14. 1897.

Henle und Becker: Entwicklung der Extremitäten des Menschen und der Wirbelthiere.

Hertwig: Entwicklungsgeschichte des Menschen u. der Wirbelthiere.

Kölliker: Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Kollmann: Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Minot: Entwicklungsgeschichte des Menschen.

W. K. Parker: Die Morphologie des Schädels. D. Ausg. v. Voller 1899.

H. Petersen: Zur Entwicklung des menschlichen Beckens. Arch. für Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1898.

Quain: „Anatomie".

Ruge: Entwicklungsvorgänge am Brustbein. Morphologische Jahrb. Bd. VI. 1880.

E. Rosenberg: Entwicklung der Wirbelsäule u. d. centrale Carpi des Menschen eod. loco.

Schultze: Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Schwegel: Entwicklungsgeschichte der Knochen des Stammes und der Extremitäten. Wiener Sitzungsber. 1858.

Wiedersheim: Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz. 1889 u. 90, Jahrg. 4 u. 5.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV, XVI u. XVII[1]).

Fig. 1. Foetus von 3,0 cm Länge und 2 gr Gewicht. Alter: 7—8 Wochen. Man sieht noch keine Ossifikationskerne.

Fig. 2. Foetus von 3,4 cm Länge und 2 gr. Gewicht. Alter: 9 Wochen

1) Die Reproduktionen zeigen leider nicht alle Feinheiten der Originale; ein Mangel, der sowohl bei den stark verkleinerten Lithographien wie bei den Clichés sich geltend macht.

Die Originale wurden dem anatom. Institut in Bonn überwiesen.

Das Röntgenbild zeigt Knochenschatten 1. vom Kopfskelet: das Schläfenbein, Ober- und Unterkiefer: 2. vom Schultergürtel: die Clavicula; 3. von der oberen Extremität: Humerus, Radius und Ulna, die Metatarsalia; 4. von der untern: Femur, Tibia und Fibula. Die Metacarpalia werfen noch keinen Schatten. 5. Von den Rippen sind neun zu erkennen.

Fig. 3. ♂ Foetus von 5,8 cm Länge und 8 gr. Gewicht. Zwilling zu Fig. 4. Alter: 12 Wochen. An Knochenschatten sind hinzugekommen: Am Kopf die Nasenbeine und die Hinterhauptsschuppe. An der obern Extremität alle Endphalangen und die Grundphalanx des Daumens und des 1. und 2. Fingers; an der unteren Extremität die Endphalanx der grossen Zehe und die Metatarsalia sämmtlicher Zehen. Beim Schultergürtel ist die Scapula sichtbar, beim Beckengürtel das Os ilei. Das Axenskelet hat in den seitlichen Bogen Wirbelkörper und Knochenkerne. Man zählt 22 Bogen und 18 Körper. Alle 12 Rippen werfen einen Schatten.

Fig. 4. ♂ Foetus von 6,3 cm Länge und 11 gr Gewicht. Zwilling zu Fig. 3. Röntgogramm zeigt dieselbe Ossifikationsstufe wie bei 3. Man zählt nur zwei seitliche Bogen mehr und sieht die Kerne der Grundphalanx des 3. und 4. Fingers.

Fig. 5. ♂ Foetus von 7,1 cm Länge und 25 gr Gewicht. Alter 10—11 Woche. Die Ossifikation ist nicht so weit vorgeschritten wie bei den Zwillingen. Im Axenskelet sind erst 5 Wirbelkörper und 21 seitliche Bogen zu erkennen. Die des Hals- und Brustabschnitts sind deutlich, die der Lendenwirbelsäule nur schwer zu erkennen. Die 12. Rippe fehlt.

Fig. 6. ♀ Foetus von 9,2 cm Länge und 42 gr Gewicht. Alter: 13 bis 14 Wochen. Es zeigt sich ein Fortschritt in der Ossifikation der Extremitätenknochen. An den Fingern sind weiter ossificirt die Mittelphalanx des 1., 2. u. 3. Fingers, die Grundphalanx des 5ten. Die Kopfknochen sind schärfer pointirt, das Acromion wirft einen Schatten. Das Os ilei ist erbsengross. Am Fuss die distalen Phalangen der 4 ersten Zehen zu sehen.

Fig. 7. ♀ Foetus von 11,5 cm Länge und 90 gr. Gewicht. Alter: 14 bis 15. Woche. Die drei ersten Kreuzbeinwirbel haben Kerne, ebenso die drei letzten Halswirbelkörper.
Die Hand hat Kerne in allen Metatarsen und Phalangen. Dem Fuss fehlt die Ossifikation der mittleren Phalangenreihe vollständig. Die proximale Reihe hat Kerne in der 1., 2. und 3. Phalanx. Die Distula nur in der 1. Phalanx.

Fig. 8. ♂ Foetus von 14,5 cm Länge und 135 gr Gewicht. Alter: 18 Wochen. Das Os ischii ist linsengross. Schatten vom Humerus so lang wie von Ulna und Radius. Schatten des Femur länger als der von Tibia und Fibula. Von den Fussphalangen fehlt nur der Schatten der 3., 1. und 5. Mittelphalange.

Fig. 9. ♀ Foetus von 18,5 cm Länge und 720 gr Gewicht. Alter: ca. 20 Wochen. Am Kreuzbein zählt man 4 Körper mit je 2 seitlichen Bögen. Das Os pubis hat noch keinen Knochenkern, ebenso der Calcaneus nicht. Das Os ilei ist schaufelförmig. Clavicula und Acromion sehr gross.

Fig. 10. ♀ Foetus von 25 cm Länge und 1000 gr Gewicht. Alter: ca. 6 Monate. Der Calcaneus ist sichtbar.

Fig. 11. ♀ Foetus von $25^1/_2$ cm Länge und 1100 gr Gewicht. Alter: 7. Monat. Der Calcaneuskern ist doppelt. Links sieht man den Schatten des Talus.

Fig. 12. ♂ Foetus von 30 cm Länge und 2060 gr Gewicht. Alter: Ende d. 7. Monats. Das Os pubis ist sichtbar. Aber es fehlt der Taluskern. Sehr schön sieht man die Schatten des aufgeblähten Magens und der Darmschlingen.

Fig. 13. Schädel eines 13 w. Foet. Gehirn herausgenommen, Unterkiefer exarticulirt. Stirn-, Scheitel-, Hinterhauptsbein zurückgeklappt. Basisaufnahme. Drei Ossifikationskerne des os occipitale liegen um das foramen magnum. Vom Keilbein haben die Ali- und Orbito sphenoidalia je einen Knochenkern. Die Kerne der proc. pterygoidei sind zu erkennen.

Fig. 14. Schädel eines 13 w. Foet., vertical halbirt und von der Seite aufgenommen.

Fig. 15. Schädel eines 18 w. Foet., präparirt und aufgenommen wie 13. Vor dem os basilare liegt der runde Knochenkern des basis sphenoidale. Am os petrosum ist ein vorderer und ein hinterer Abschnitt zu erkennen. Halbzirkelförmige Kanäle, Gehörknöchelchen mit Ausnahme des Steigbügels sind angedeutet. Der Knochenring des annulus tympanicus ist sichtbar.

Fig. 16. Schädel eines Neugeborenen, präparirt und aufgenommen wie 13 und 15. Kopfknochen fortgeschnitten. Die 4 Knochenkerne des os occipitale sind noch getrennt. Basis und Praesphenoid erscheinen verschmolzen. Sonst wie 15.

Kann das Kriterium des exponentiellen Fehlergesetzes bei der Bestimmung des Durchschnittsdiameters der rothen Blutkörper angewandt werden?

Von

Paul Heiberg (Kopenhagen).

Bei vielen verschiedenen anthropometrischen Untersuchungen hat die Forschung[1]) der letzteren Jahre gezeigt, dass es möglich ist, das Kriterium des exponentiellen Fehlergesetzes anzuwenden. Man hat hierdurch erreicht, mit viel grösserer Sicherheit zu arbeiten, indem man einen Maasssstab für die Abweichungen erhalten hat, die nur durch die grössere oder geringere Anzahl untersuchter Individuen verursacht werden.

Diese anthropometrischen Messungen sind grösstentheils bei Soldaten ausgeführt worden — also bei grossen Massen von Individuen, die im ganzen gleich gestellt waren. Im Blute wird ebenfalls eine grosse Menge gleich gestellten Individuen — die rothen Blutkörper gefunden. Sollte sich vielleicht nicht auch bei Untersuchungen betreffs des Durchschnittsdiameters der rothen Blutkörper das exponentielle Fehlergesetz anwenden lassen? Dies ist eine Frage, welche nur durch eine direkte Untersuchung, welche im Folgenden ausgeführt werden soll, beantwortet werden kann; im voraus soll jedoch die Bedeutung erwähnt werden, welche es für die Untersuchungen betreffs der Grösse der rothen Blutkörper haben wird, wenn die angeregte Frage im bekräftigenden Sinne beantwortet wird.

Bisher hat man sich mit einer Kontrolmessung begnügen und so ausrechnen müssen, wie viele Procent die beiden Messungen in der Regel von der Durchschnittszahl abweichen. Misst man 100 Blutkörper, so ist der Unterschied zwischen der ersten und zweiten Messung gewöhnlich nur gering, aber Gram findet doch unter 8 Versuchen einmal ca. 3% von der Durchschnittszahl. Die

1) Topinard, Eléments d'anthropologie générale. 1895.

beiden Messungen weichen nämlich hier 0,265 μ von einander ab. Misst man nur 50 Blutkörper, findet man natürlicher Weise durchgehends bedeutendere Abweichungen als bei der Messung von 100 Blutkörpern. Gram hat so durch Vergleichung der Resultate der ersten 50 Messungen einige Male einen Unterschied gefunden, der bis auf 6 % Abweichung von der Durchschnittszahl gestiegen ist.

Hat man bei den einzelnen Malen, in denen man eine so grosse Abweichung zwischen den beiden Messungen findet, verkehrt gemessen, oder befindet man sich noch im Spielraum des Zufalls? Man kann natürlicherweise eine dritte Messung vornehmen — dies ist jedoch sowohl beschwerlich als zeitraubend, und der Kern der Frage, einen wie grossen Einfluss — mit demselben konstanten Durchschnittsdiameter — die zufällige Vertheilung grösserer und kleinerer Blutkörper auf das Resultat hat, kann nicht auf diesem Wege gefunden werden.

Will man untersuchen, ob der Durchschnittsdiameter bei einem und demselben Individuum im Laufe der Zeiten sich verändert, so vermisst man ebenfalls einen Maassstab dafür, um wie viel der Durchschnittsdiameter von dem einmal bei dem Individuum gefundenen, abweichen soll, bevor man berechtigt ist, von einer wirklichen Veränderung des Durchschnittsdiameters zu sprechen.

Niemand, der mit Untersuchungen des Blutes vertraut ist, wird — man denkt stets an eine Messung von 100 rothen Blutkörpern — Gewicht auf einen Unterschied von 0,01 μ zweier Durchschnittsdiameter legen, hingegen führt[1]) z. B. Gram als „kenntlichen" Unterschied 0,1 μ[2]) an. Und doch sahen wir früher, dass derselbe Verfasser in einem von 8 Kontrolversuchen einen Unterschied zwischen der ersten und der anderen Messung von ca. 2,5.0,1 μ — also einen garnicht so geringen Unterschied — fand.

Aber wo liegen denn die Grenzen des Einflusses der Zufälle auf den Durchschnittsdiameter? Kann das exponentielle Fehlergesetz (des Gesetz der grossen Zahlen) bei diesen Berechnungen

---

1) Gram, Untersuchungen der Grösse der rothen Blutkörper beim Menschen. 1883. (Dänisch).

2) l. c. S. 52. L. 2. f. o.

gebraucht werden, so hat man ein einfaches und leichtes Mittel, diese Grenzen festzustellen.

Das Material, aus welchem die nachfolgenden Untersuchungen sich aufbauen, besteht theils in 10 Messungen[1]) von gesunden, theils 7 Messungen[2]) von kranken und endlich 13 Messungen[3]) von 2 geisteskranken Menschen[4]). Was diese beiden letzten Patienten betrifft, so ist also eine Möglichkeit vorhanden, den Werth der Schwingungen aus der Grösse des Durchschnittsdiameters bei demselben Individuum zu bestimmen.

Bei allen diesen 30 Messungen sind 100 rothe Blutkörper gemessen. Es wird kaum möglich sein — allenfalls zum klinischen Gebrauch — über diese Anzahl hinaus zu messen. Als Einheit ist in dem Folgenden, sowohl in den Tabellen als auch im Text überall $^1/_{100}\,\mu$ gebraucht.

In Tabelle I ist gezeigt, wie die 10 Messungen von gesunden Individuen sich dem exponentiellen Fehlergesetze gegenüber verhalten.

Aus der Tabelle geht klar die grosse Uebereinstimmung hervor, welche zwischen der wirklichen und der berechneten Anzahl vorhanden ist. Es ist folglich berechtigt, das Kriterium des exponentiellen Fehlergesetzes bei diesen Untersuchungen zu gebrauchen. Der mittlere Fehler bei der einzelnen Messung scheint bei gesunden Individuen nicht sehr zu variiren, indem derselbe in 7 Fällen zwischen 38 und 49 liegt, nur in einem Falle grösser (54) ist und in zweien geringer (33 und 32 in diesen zwei letztgenannten Fällen).

Praktisch scheint man deswegen, wenn man 100 rothe Blutkörper bei einem gesunden Individuum misst, den mittleren Fehler des Durchschnittsdiameters auf 5.0 setzen zu können, indem man denselben lieber etwas zu hoch als zu niedrig bemisst. Der mittlere Fehler auf einen Unterschied zwischen zwei Durchschnittsdiametern kann folglich praktisch zu ca. 7.0 festgesetzt werden.

---

1) Gram, l. c.

2) Gram, l. c.

3) Diese Untersuchungen sind mir freundlichst von Th. Eibe überlassen.

4) Diese Dreitheilung des Materials ist selbstverständlich willkürlich und nur durch praktische Rücksichten hervorgerufen.

Tabelle I.

Nr.		1.		2.		3.		4.		5.		6.		7.		8.		9.		10.	
Namen		B. S.		A. F.		V. B.		F. S.		H. H.		A. C.		A. H.		A. M.		A. P.		H. J.	
Alter in Jahren		30		30		30		21		17		24		15		19		17		16	
Durchschnittsdiameter		785		790		795		777		777		788		783		783		771		771	
Der mittlere Fehler der einzeln. Messung		54		44		49		38		42		33		32		40		39		39	
Der mittlere Fehler des Durchschnittsdiameters		5,4		4,4		4,9		3,8		4,2		3,3		3,2		4,0		3,9		3,9	
Maassstriche	In Hundertstel von μ	V.	B.[1]	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.
5	von 632 bis 699	5	6	6	2	3	3	9	2	4	3	3	—	4	—	4	2	8	3	7	3
5½	„ 699 „ 765	30	29	19	28	23	24	24	35	35	35	20	29	22	29	28	31	31	41	35	41
6	„ 765 „ 832	46	46	57	53	51	51	59	56	51	53	67	62	68	65	56	56	56	50	51	50
6½	„ 832 „ 898	19	17	18	16	22	20	6	7	10	9	10	9	6	6	12	11	5	6	7	7
7	„ 898 „ 965	—	—	—	—	1	2	2	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
bis zu 699		5	—	6	—	3	—	9	—	4	—	3	—	4	—	4	—	8	—	7	—
„ „ 765		35	—	25	—	26	—	33	—	39	—	23	—	26	—	32	—	39	—	42	—
bis zum Durchschnittsdiameter		50	—	47	—	50	—	48	—	49	—	49	—	51	—	51	—	46	—	49	—
bis zu 832		81	—	82	—	77	—	92	—	90	—	90	—	94	—	88	—	95	—	93	—
„ „ 898		100	—	100	—	99	—	98	—	100	—	100	—	100	—	100	—	100	—	100	—
„ „ 965		—	—	—	—	100	—	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
von 622 bis zum Durchschnittsdiameter		50	50	47	50	50	50	48	50	49	50	49	—	51	50	51	50	46	50	49	50
„ 699 „ „ „		45	44	41	48	47	47	39	48	45	47	46	50	47	50	47	48	38	47	42	47
„ 765 „ „ „		15	15	22	20	24	23	15	13	10	12	26	21	25	21	19	17	7	6	7	6
vom Durchschnittsdiameter bis 832		31	31	35	33	27	28	44	43	41	41	41	41	43	44	37	39	49	44	44	44
„ „ „ 898		50	49	53	49	49	48	50	50	51	50	51	50	49	50	49	50	54	50	51	51
„ „ „ 965		—	—	—	—	50	50	52	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

1) Die wirkliche Anzahl rother Blutkörper: V,
„ berechnete „ „ „ B.

Finden sich nun zwischen einzelnen hier gemessenen Durchschnittsdiametern so grosse Differenzen, dass dieselben auf einen wirklichen, auf einen „nicht zufälligen“ Unterschied deuten?

Diese Frage muss sicherlich mit einem „Ja“ beantwortet werden.

Zwischen Nr. 3 und 10 ist nämlich ein Unterschied von 24 — also über 3 mal des mittleren Fehlers.

Zwischen Nr. 2 und 9 besteht ein Unterschied von 19 — also über 2.5 mal des mittleren Fehlers.

Zwischen Nr. 3 und 5 findet sich ein Unterschied von 18 — also über 2.5 mal des mittleren Fehlers.

Die mittleren Fehler zur Tabelle I sind ausserdem nach der Methode der kleinsten Quadrate ausgerechnet — aber, auf diese Weise gefunden, werden dieselben durchgehends zu gross, worauf man auf Grund der grossen Intervalle vorbereitet sein musste. Bei der Berechnung der Tabelle I ist die graphische Interpellation in grosser Ausdehnung[1]) gebraucht.

In Tabelle II ist nachgewiesen, wie die 7 Messungen von kranken Menschen dem exponentiellen Fehlergesetze gegenüber sich verhalten.

Auch hier sieht man eine gute Uebereinstimmung zwischen den wirklichen und den berechneten Zahlen — also ist es berechtigt, das exponentielle Fehlergesetz zu gebrauchen.

Die 7 Patienten, deren Blut hier untersucht ist, hatten alle Anämie oder Icterus unter der einen oder anderen Form. Sie waren, kurz gesagt, von Krankheiten angegriffen, welche besonders auf das Blut einwirken. Als Folge hiervon ist ganz gewiss zu ersehen, dass der mittlere Fehler auf den Durchschnittsdiameter grösser ist als bei gesunden Individuen — mit anderen Worten: mit demselben konstanten Durchschnittsdiameter kann man bei 2 verschiedenen Messungen grössere zufällige Abweichungen bekommen.

In Tabelle III ist gezeigt, wie die 13 Messungen bei den beiden geistesschwachen Menschen sich dem exponentiellen Fehlergesetze gegenüber verhalten.

1) Betreffs der Technik bei den Berechnungen wird auf die diesbezüglichen Abschnitte in: „Die Theorie der Statistik“ von H. Westergaard hingewiesen.



Tabelle II.

Nr.		1.		2.		3.		4.		5.		6.		7.
Krankheit		Anämia Cancer		Cancer uteri		Chlorosis		Icterus		Icterus		Cirrhosis hepatis		[illegible]
Durchnittsdiameter		790		699		699		827		850		889		72
Der mittlere Fehler der einz. Messung		79		66		63		66		56		106		91
Der mittlere Fehler d. Durchschnittsdiameters		7,9		6,6		6,3		6,6		5,6		10,6		9,1
Massstriche:	in $^1/_{100}$ von μ	V.	B.[1]	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.
4	von 499 bis 556	—	—	2	2	2	2	—	—	—	—	—	—	2
$4^1/_2$	„ 556 „ 632	3	2	8	13	8	12	—	—	—	—	—	—	9
5	„ 632 „ 699	9	11	45	35	46	36	1	3	—	—	—	—	28
$5^1/_2$	„ 699 „ 765	20	24	28	34	29	35	15	14	9	6	4	8	28
6	„ 765 „ 832	33	33	17	14	13	13	38	36	26	31	29	19	30
$6^1/_2$	„ 832 „ 898	17	22	—	—	1	2	33	36	45	44	22	25	3
7	„ 898 „ 965	12	7	—	—	1	—	13	12	19	17	27	26	—
$7^1/_2$	„ 965 „ 1031	2	1	—	—	—	—	—	—	1	2	11	15	—
8	„ 1031 „ 1098	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	7	—
$8^1/_2$	„ 1098 „ 1164	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—
von 499 bis zum Durchsch.-Diam.		—	—	55	50	56	50	—	—	—	—	—	—	49
„ 556 „ „ „		46	50	53	48	54	48	—	—	—	—	—	—	47
„ 632 „ „ „		43	48	45	35	46	36	50	50	—	—	—	—	38
„ 699 „ „ „		34	37	0	0	0	0	49	47	49	50	51	46	10
„ 765 „ „ „		14	13	28	34	29	35	34	33	40	44	47	38	18
„ 832 „ „ „		19	20	45	48	42	48	4	3	14	13	18	21	48
„ 898 „ „ „		36	42	—	—	43	50	37	36	31	31	4	4	51
„ 965 „ „ „		48	49	—	—	44	—	50	48	50	48	31	26	—
„ 1031 „ „ „		50	50	—	—	—	—	—	—	51	50	42	41	—
„ 1998 „ „ „		53	—	—	—	—	—	—	—	—	—	47	48	—
„ 1164 „ „ „		54	—	—	—	—	—	—	—	—	—	49	50	—
	bis zu 556	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2
	632	3	—	10	—	10	—	—	—	—	—	—	—	11
	699	12	—	55	—	56	—	1	—	—	—	—	—	39
	Durchschnittsdiam.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	49
	765	32	—	83	—	85	—	16	—	9	—		—	67
	Durchschnittsdiam.	46	—	—	—	—	—	50	—	—	—	—	—	—
	832	65	—	100	—	98	—	54	—	35	—	33	—	97
	Durchschnittsdiam.	—	—	—	—	—	—	—	—	49	—	51	—	—
	898	82	—	—	—	99	—	87	—	80	—	55	—	100
	965	94	—	—	—	100	—	100	—	99	—	82	—	—
	1031	96	—	—	—	—	—	—	—	100	—	93	—	—
	1098	99	—	—	—	—	—	—	—	—	—	98	—	—
	1164	100	—	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	—

1) V. = wirkliche Anzahl rother Blutkörper,
B. = berechnete Anzahl rother Blutkörper.

Auch hier zeigt es sich, dass das exponentielle Fehlergesetz gebraucht werden kann, indem sich eine gute Uebereinstimmung zwischen den wirklichen und den berechneten Zahlen zeigt. Doch erkennt man aus einer der Messungen [Nr. 2 d (12./8. 86)] recht auffallende Abweichungen zwischen den berechneten und den wirklichen Zahlen; aber hier ist auch hervorgehoben, dass es sich um „vereinzelte abnorme, besonders ovale" rothe Butkörper handelt.

In Bezug auf den mittleren Fehler des Durchschnittsdiameters sieht man, dass derselbe um 5,0 variirt. Folglich wird der mittlere Fehler zwischen zwei Durchschnittsdiametern einen Unterschied von c. 7,0 betragen. Die mittleren Fehler haben also hier dieselben Werthe wie bei gesunden Menschen.

Bei diesen 2 geistesschwachen Menschen wurden Schwingungen des Durchschnittsdiameters wahrgenommen, die so gross im Verhältniss zum mittleren Fehler sind, dass man sicher sagen darf, dass dieselben bei weitem die Schwingungen des Durchschnittsdiameters übertreffen, welche man bei demselben konstanten Durchschnittsdiameter bei den verschiedenen Messungen finden kann.

Bei Nr. 1 sinkt der Durchschnittsdiameter erst von 759 bis auf 736 (s. über 3 Male des mittleren Fehlers) und steigt darauf von 736 bis 754 (s. über 2.5 Male des mittleren Fehlers). Endlich steigt der Diameter bis auf 778 und hält sich bei den 3 folgenden Messungen dicht an dieser Zahl. Diese letzte Steigung von 754 bis 778 ist in sich selbst deutlich genug ausgesprochen, indem dieselben über 3 Mal des mittleren Fehlers beträgt, aber noch deutlicher tritt dieselbe hervor, wenn man bedenkt, dass der Durchschnittsdiameter erst 736 gewesen ist, dass derselbe also im Ganzen um 42 (s. 6 Male des mittleren Fehlers gestiegen ist.

Bei Nr. 2 bemerkt man, dass der Durchschnittsdiameter bei den beiden ersten Messungen, welche in einem Zwischenraume von einem Monate vorgenommen wurden, ganz gleich war (773), und durch Zufall ist die Gruppirung von grossen und kleinen Blutkörpern auch bei diesen beiden Messungen dieselbe. Darauf sinkt der Durchschnittsdiameter mit 20 (s. ungefähr 3 Male des mittleren Fehlers) und darnach noch tiefer herab bis 750 (doch ist, wie schon erwähnt, dieser letzte Diameter auf Grund deformer Blutkörper weniger genau). Bei der fünften Messung ist der Durchschnittsdiameter bis auf 764 gestiegen, aber besonders bei

Tabelle

Nr.							
Buchstabe und Datum		a. 14./6. 86.		b. 27./8. 86.		c. 4./10. 86.	
Durchschnittsdiameter		759		736		754	
Der mittlere Fehler bei der einz. Messung		53		49		47	
Der mittlere Fehler auf d. Durchschnittsdiam.		5,3		4,9		4,7	
Maassstriche	**in $^1/_{100}$ von μ**	**V.**	**B.**[1]	**V.**	**B.**	**V.**	**B.**
2	von 478 bis 542	—	—	—	—	—	—
$2^1/_4$	„ 542 „ 606	—	—	—	—	1	—
$2^1/_2$	„ 606 „ 669	3	4	8	9	4	3
$2^3/_4$	„ 669 „ 733	29	27	38	39	26	30
3	„ 733 „ 797	44	45	46	41	50	49
$3^1/_4$	„ 797 „ 861	23	21	8	11	18	17
$3^1/_2$	„ 861 „ 924	1	3	—	—	1	1
bis zu: 542		—	—	—	—	—	—
„ „ 606		—	—	—	—	1	—
„ „ 669		3	—	8	—	5	—
„ „ 733		32	—	46	—	31	—
„ „ Durchschnittsdiameter		51	—	48	—	50	—
„ „ 797		76	—	92	—	81	—
„ „ 861		99	—	100	—	99	—
„ „ 924		100	—	—	—	100	—
von 542 bis Durchschnittsdiameter		—	—	—	—	50	50
„ 606		51	50	48	50	49	50
„ 669		48	46	40	41	45	47
„ 733		19	19	2	2	19	17
„ Durchschnittsdiameter 797		25	26	44	39	31	32
„ „ 861		48	47	52	50	49	49
„ „ 924		49	50	—	—	50	50

1) V. = wirkliche Anzahl rother Blutkörper. B. = berechnete

2) Einzelne abnorm geformte, besonders ovale.

III.

1								2											
d.29./10.86.		e.19./11.86.		f.15./12.86.		g. 4./1. 87.		a. 5./3. 86.		b. 4./4. 86.		c. 7./5. 86		d.12./8.86.		e.20./11.86.		f. 19./4. 87.	
778		776		778		780		773		773		753		750 2)		764		793	
50		47		45		47		48		48		45		58		51		52	
5,0		4,7		4,5		4,7		4,8		4,8		4,5		5,8		5,1		5,2	
V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.	V.	B.
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	—	4	1	—	—	—	—
—	—	1	1	1	1	1	1	3	1	3	—	4	3	6	7	2	3	2	1
18	17	17	17	15	15	14	15	15	19	15	—	26	30	17	30	26	24	7	11
48	47	51	49	51	50	47	48	49	49	49	—	51	51	45	41	46	47	44	41
30	30	26	30	29	31	36	32	28	28	28	—	18	15	20	18	24	23	39	38
4	5	5	3	4	3	2	4	4	3	4	—	—	—	5	3	2	3	8	8
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	7	—	—	—	—	—
—	—	1	—	1	—	1	—	4	—	—	—	5	—	13	—	2	—	2	—
18	—	18	—	16	—	15	—	19	—	—	—	31	—	30	—	28	—	9	—
52	—	53	—	50	—	48	—	49	—	—	—	49	—	42	—	51	—	50	—
66	—	69	—	67	—	62	—	68	—	—	—	82	—	75	—	74	—	53	--
96	—	95	—	96	—	98	—	96	—	—	—	100	—	95	—	98	—	92	--
100	—	100	—	100	—	100	—	100	—	—	—	—	—	100	—	100	—	100	—
—	—	—	—	—	—	—	—	49	—	—	—	49	—	39	50	—	—	—	—
—	—	53	50	50	50	48	50	48	50	—	—	48	50	35	49	51	50	50	50
52	49	52	49	49	49	47	49	45	49	—	—	43	47	29	42	49	47	48	49
34	32	35	32	34	34	33	34	30	30	—	—	18	17	12	12	23	23	41	38
14	15	16	17	17	16	14	14	19	19	—	—	33	34	33	29	23	24	3	3
44	45	42	47	46	17	50	46	47	47	—	—	51	49	53	47	47	47	42	41
48	50	47	50	50	50	52	50	51	50	—	—	—	—	58	50	49	50	50	49

Anzahl rother Blutkörper.

der sechsten Messung tritt die Steigung deutlich hervor, indem dieselbe, selbst wenn man mit dem nächst niedrigsten Durchschnittsdiameter rechnet (753) doch 40, oder mit anderen Worten ungefähr 6 Mal des mittleren Fehlers, ist — also eine ganz erklärliche Steigung.

Als Resultat der voraufgegangenen Untersuchung meine ich behaupten zu dürfen, dass das Kriterium des exponentiellen Fehlergesetzes sich anwenden lässt, um festzustellen, ob ein Unterschied zwischen dem Durchschnittsdiameter der rothen Blutkörper zweier verschiedener Messungen bei demselben Individuum gross genug ist, dass man sich darauf verlassen kann, und um darzulegen, ob ein Unterschied unter den Durchschnittsdiametern zwischen den rothen Blutkörpern, bei 2 verschiedenen Individuen, ausreichend gross ist, dass man sich darauf verlassen kann.

Praktisch scheint man auch, den mittleren Fehler auf den Durchschnittsdiameter auf 5 setzen zu können, und den Unterschied zwischen 2 Durchschnittsdiametern auf 7, aber man muss doch daran erinnern, dass sich bei den Krankheiten, die besonders das Blut angreifen, oft grössere mittlere Fehler gefunden werden.

Es ist unnöthig, den Durchschnittsdiameter für die rothen Blutkörper genauer als in Hundertstel von μ anzugeben, denn man ersieht leicht, dass man mit einem mittleren Fehler von 5 nicht einmal auf die Zehntel von μ sich vollständig verlassen kann.

Ueber die Darstellung der Begleit- und Gliazellen im Nervensystem von Helix mit der Golgimethode.

Von

Dr. H. Smidt.

Hierzu Tafel XVIII.

Die folgende Arbeit prätendirt nicht, eine vollständige Lösung der schwierigen Fragen bezüglich der Gliaelemente der Wirbellosen zu geben. Dazu ist die Golgi-Methode, die hier zu

ihrer Darstellung angewandt wurde, nicht im Stande. Capriciös wie gegenüber den Ganglienzellen und Nervenfasern tingirt sie auch die uns interessirenden Formelemente anscheinend willkürlich, im einzelnen Schnitte etwa nur hie und da eine Zellgruppe oder vereinzelte Gliaröhren, so dass ein Gesammtüberblick schwer zu gewinnen ist. Wo aber eine Färbung eintritt, da ist die Differenzirung eine vollkommene: die zartesten Zellausläufer heben sich unübertrefflich scharf von der Umgebung ab. So liefert uns denn die Golgifärbung vielfach willkommene Ergänzungen der Resultate anderer Methoden, theilweise ganz neue Bilder[1]).

Die im Folgenden beschriebenen Verhältnisse beziehen sich nur auf die Gattung Helix. Es wurde H. pomatia, hortensis und arbustorum bearbeitet.

Betrachten wir zunächst eine Reihe von Zellformen, die ich vorderhand unpräjudicirlich „Begleitzellen“ der Nerven nennen möchte.

Allen gemeinsam ist, dass sie mit der Golgimethode eine rostbraune bis sepiafarbene Tinction annehmen. Sie incrustiren nicht, sondern bleiben durchscheinend. Der Kern ist vereinzelt incrustirt, meist zeigt er sich als heller, scharf begrenzter Fleck. Er ist nur dann undeutlich, wenn er in einer besonders dicken Parthie des Zellleibes gelegen ist.

Die bisher von mir dargestellten hiehergehörigen Gebilde theilen sich ungezwungen in 3 Gruppen:

1) Begleitzellen frei verlaufender Nerven-Fibrillen,
2) Begleitzellen von Nervengeflechten,
3) Hüllzellen der Nervenstämme, Commissuren und Ganglien.

Die erste Zellgruppe habe ich in den charakteristischsten Formen in Verbindung mit dem Zuge motorischer und sensibler Nerven angetroffen, der vom Gangl. buccale zur Radula zieht. Das abgebildete Exemplar sendet (Fig. 1) seine Hauptfortsätze im rechten Winkel zu den Nervenfasern. Einer derselben tritt bei *a* so dicht an eine solche, dass das Nichtbestehen einer Concrescenz nur bei genauer Beobachtung constatirt werden kann.

---

1) Die besten Resultate erhielt ich mit ziemlich lange andauernder Einwirkung concentrirter Reagentien: 5% Kali bichromicum, 1% Osmiumsäure 8—10 Tage, 0,75—1% Argent. nitr. 6 Tage und mehr.

Hierzu sind die Farbdifferenzen besonders behilflich. Selbst sehr dünne Nervenfibrillen sind noch schwarz, während die Zellausläufer hellroth sind. Bei *b* findet sich eine haftwurzelartige Auftheilung eines feinsten Fortsatzes. Auch die dickeren Ausläufer sind bandartig platt, ihre sparrigen eckigen Conturen deuten auf ein zähes Material. — Andere Zellen laufen dem Hauptnervenzuge parallel. Ihre langen und gleichmässig feinen Ausläufer unterscheiden sich nur durch ihre helle Färbung von Nervenfibrillen.

Könnte man bei den eben beschriebenen Zellen zur Noth annehmen, dass ihr Zusammenvorkommen mit den Nervenfibrillen ein zufälliges sei, so ist die Beziehung zwischen der zweiten Gruppe und den Nervenplexus eine um so innigere.

Das schon oben behandelte Nervengebiet liefert uns auch für die zweite Gruppe das schönste Beispiel. An der Radula angekommen biegt ein Theil der Fibrillen dieses Nervenzuges medianwärts um, mit ihm die Begleitzellen. Trifft nun der Schnitt eine Radulafalte so, dass die Zähne mit dem darunterliegenden Bindegewebsstratum, in dem sie wurzeln, abgeschnitten werden, so bietet sich folgendes Bild dar (Fig. 2).

Zu oberst fällt ein dichtes Netz mit meist 6eckigen Maschen, tiefschwarz imprägnirt, auf, es entspricht dieses der Kittsubstanz einer Plattenepithellage, deren Kerne die Golgifärbung ganz unsichtbar lässt. Darunter liegen die Nervenfasern ungemein dicht, die meisten der Körperlängsaxe parallel, manche quer gerichtet, mit zahlreichen eingestreuten runden Kernchen. Durch diese beiden Lagen schimmern nun lange schmale braune Bänder in dichter Anordnung durch. Hier und da gelingt es, eine Zelle in toto freizulegen; diese zeigt einen ganz ähnlichen Zellkörper, wie die der ersten Gruppe, nur sind fast alle bandartigen Fortsätze von oft riesiger Länge senkrecht zur Körperlängsaxe, also auch senkrecht zu der überwiegenden Mehrzahl der Nervenfasern orientirt.

Ganz ähnlich verhalten sich die Begleitzellen an anderen Stellen, wo Nervenfibrillen in einer Ebene dichtgedrängt verlaufen, wie Fig. 4 zeigt. Hier sind es zahlreiche wohl sensible Fibrillen, die von der Unterlippe centralwärts ziehen, ventral vom Oberkiefer.

Das Zellprotoplasma der ganzen Gruppe ist ein zartes, leicht verletzbares, die Fortsätze sind überwiegend bandartig, nicht faserig mit dünnen, oft rauhen Rändern, oft zerfetzt, wo sie in die Schnittebene fallen (wie in Fig. 2 bei *a*).

Ganglien, Nervenstämme und Commissuren werden von Zellen umsponnen, deren Bau im Ganzen der der ersten Zellgruppe ist. Die dünneren Nerven (Fig. 5) werden von zarteren Zellen umhüllt, wie Ganglien und Commissuren (Fig. 6, 7). Besonders derb scheinen die Zellen an der Basis des grossen Tentakelganglions und am grossen Tentakelnerv (Fig. 7). Vielleicht ist hier die derbere Struktur durch die grosse Beweglichkeit dieser Gebilde bedingt, der gegenüber die Zellen widerstandsfähiger sein müssen. Je nach Alter und Art scheinen die Zellen dieser Gruppe ebenfalls beträchtlich zu variiren. Ihre Anordnung ist eine unregelmässige, die Fortsätze stellen sich mehr weniger quer zur Längsaxe der umspannten Nerven; die Ganglien gleichen so meist einem allseitig wohl verschnürten Packet.

Wie bei der ersten Gruppe sind die Zellränder meist scharf umrissen, die Fortsätze sind sparrig, gelegentlich winklig eingeknickt (Fig. 6 bei *a*). Alle diese Gebilde liegen in der bindegewebigen Hülle der Ganglien und Nerven, der Neurilemmscheide Apathy's [1]). Die meisten finden sich an deren Innenseite, so direkt die Nerven umspannend, doch fehlen auch in den mittleren Schichten und der Peripherie des Neurilemms derartige Zellen nicht. Apathy schildert die betreffenden Zellen bei Hirudo (l. c. pag. 537) als „sehr klein, in den Nerven vorwiegend spindelförmig, mit sehr dünnen, langgezogenen, der Nervenaxe meist parallelen Fortsätzen und einem kleinen, doch relativ eher gross zu nennenden Kern“. Er giebt ferner (l. c. pag. 537) an, dass schon bei den Rhynchobdelliden die geformten Bestandtheile der Neurilemmscheide anders beschaffen seien. Von der Neurilemmscheide der Ganglien berichtet er (l. c. pag. 546) „Bindegewebszellen befinden sich in ihr in grösserer Anzahl und sind auch selbst etwas grösser. Meist sind sie pluripolar, sternförmig, mit sehr langen und scharf gezeichneten Fortsätzen.“ Die letztere Beschreibung passt gut auf unsere Bilder.

1) Apathy, Das leitende Element des Nervensystems etc. Mittheilungen der zool. Stat. zu Neapel XII p. 537.

Retzius[1]) bildet mit der vitalen Methylenblaumethode gefärbte ähnliche Zellen „aus der Innenseite der Scheide der Ganglien und der Längscommissuren, sowie im inneren derselben liegend" von Aulastomum ab und beschreibt sie summarisch: „sie können spindelförmig oder rundlich polygonal sein und senden feine Fortsätze in verschiedener Anzahl ab, die sich weiter verästeln. Es sind offenbar Bindegewebszellen, welche der Scheide angehören."

B. Haller[2]) beschreibt ein „perineurales bindegewebiges Netz" bei Lepidasthenia und Nereis wie folgt: „Es besteht aus einem weitmaschigen Netzwerk, dessen verdickte Knotenpunkte öfter einen Kern enthalten. Das Netzwerk nimmt weder durch ammoniakalischen Karmin noch durch Picrocarmin eine Färbung an und nur die Kerne in den Knotenpunkten verrathen eine ganz leise Färbung. Sowohl dieser Umstand als viele andere und unter diesen hauptsächlich der gelbliche Hornglanz, weisen darauf hin, dass dieses Netzgewebe ähnlich dem Glianetze der Vertebraten verhornt ist."

Gebilde ganz anderer Art wie die bisher beschriebenen begleiten die Nervenfibrillen in den Nervenstämmen und Commissuren. Diese werden bekanntlich bei den Wirbellosen durch meist radiär gestellte Septa in mehr weniger regelmässige dreiseitige Prismen zerlegt. An der Bildung dieser Septen haben nun eigenthümliche Stützzellen jedenfalls den grössten Antheil.

Die einzelne Zelle besteht aus einem langgestreckten schmalen Leib, von dessen beiden Längsseiten sehr zahlreiche gleichartige Fortsätze entspringen, die in eine fussartige Verbreiterung endigen. Die Längsaxe der Zelle läuft parallel der Längsaxe des Nervenstammes, die Fortsätze biegen sich nach der Peripherie um. Ihre Lage entspricht den radiären Scheidewänden, und ihre Füsschen stemmen sich gegen die Neurilemmscheide. Gelegentlich sendet auch eine Zelle Fortsätze in ein gegenüberliegendes Septum (Fig. 8). Die Länge der Fortsätze wechselt je nach dem Radius des Nervenstammes resp. der Länge des zu durchlaufenden Weges,

---

1) Biologische Untersuchungen N. F. II, pag. 21 und Taf. VIII, Fig. 6.

2) Ueber die sog. Leydig'sche Punktsubstanz. Morpholog. Jahrbuch XII, pag. 337.

denn die durch die radiären Scheidewände gebildeten Prismen umschliessen oft kleinere, deren Stützzellen dann natürlich kürzere Fortsätze haben (Fig. 9 u. 10).

Bei guten Färbungen findet sich in diesen Zellen ein vollständiges Fibrillensystem[1]). In jedem Fortsatze verlaufen eine oder mehrere Fibrillen zellleibwärts, während der Zellleib von starken Fibrillen von vorn bis hinten durchzogen ist. Erstere gehen in letztere über, beide verlaufen je nach dem Contractionszustande des Nerven mehr oder weniger geschlängelt. Bei Anwendung von Immersionen erscheint im Zellleib ferner ein feineres Fibrillennetz, das sich zwischen den stärkeren Fibrillen in Form von halbkreisrunden resp. halbelliptischen Bögen ausspannt (Fig. 10). Eine Verbindung dieser Fibrillen mit Nervenfibrillen besteht anscheinend nirgends. Kerne konnte ich in diesen Zellen nicht sicher nachweisen.

Die Länge der Zellen ist zumeist eine höchst beträchtliche, so dass man selten in einem Schnitte eine vollständige findet. Fig. 9 stellt nur ein Bruchstück dar. Das in Fig. 11 abgebildete Exemplar erstreckt sich durch die halbe Längscommissur zwischen Cerebral- und Visceralganglion. Es ist unter diesen Umständen auch schwer zu entscheiden, ob die Zellen sich mit einander verbinden und etwa ein gemeinsames Scheidewerk bilden. Mir ist es jedenfalls nie gelungen, einen solchen Zusammenhang zu constatiren.

Die Nervenfibrillen verlaufen z. Th. in den Prismen, die durch die Zellfortsätze gebildet werden, aber auch sehr reichlich in der Axe der Nerven, wo die nicht ganz bis zum Centrum reichenden Zellleiber einen unregelmässig begrenzten Raum frei lassen. Die Fibrillen schmiegen sich oft sehr dicht an den Zellleib an, ohne dass ich eine directe Verbindung sehen konnte. Ebensowenig scheint eine solche zwischen unseren Zellen und den später zu erwähnenden Nervenscheiden zu bestehen.

Apathy beschreibt das Gliaseptensystem ausführlich l. c. p. 539 ff. und schildert als Balken des Gliagewebes Gebilde, die wohl unseren Zellfortsätzen entsprechen, von ihm aber als solche,

---

1) Ob es sich hier um Neurokeratinbildungen handelt, konnte nicht festgestellt werden, da die Natur der Präparate eine mikrochemische Untersuchung nicht wohl zuliess.



da er die dazu gehörigen Zellen nicht färberisch isolirt hat, nicht aufgefasst werden.

Rohde[1]) lässt die radiären Scheidewände der Commissuren bei Hirudineen nur aus Fibrillen bestehen, die aus Commissurzellen hervorgehen sollen, welch' letztere aber mit den von mir geschilderten Zellen keinerlei Aehnlichkeit haben (l. c. p. 44 u. 61). Dagegen acceptire ich seinen Satz, dass „die radiären Scheidewände mit dem Neurilemm nichts gemeinsam haben" (l. c. p. 17 u. 64), insofern das wesentliche Constituens der Radiärsepta, eben jene Zellen, sich dem Neurilemm gegenüber ganz selbständig verhalten.

In den Ganglien treffen wir einerseits ein reiches Hüllensystem um Ganglienzellen und deren Fortsätze, andrerseits selbstständige nicht nervöse Zellformen.

Von der Golgimethode werden die Ganglienzellen auf dreifache Weise beeinflusst. Entweder ist die ganze Zelle zu einem schwarzen Klumpen mit mehr oder weniger langen Ausläufern incrustirt, oder es finden sich in ihr nur charakteristisch angeordnete „Neurosome", wie ich sie in einem Aufsatze „Zur Kritik der Golgimethode"[2]) abbildete und kurz beschrieb, oder aber es ist nur eine äussere Membran der Zelle in Gestalt einer Hohlkugel hellbraun gefärbt, die sich vom Halse aus als schlauchartiger den Axencylinder umschliessender Fortsatz neuropilwärts erstreckt. Solche Umhüllungen finden sich, wiewohl seltener auch um die kleineren Ganglienzellen der Cerebral- und Tentakelganglien, ferner im subcutanen Bindegewebe in der Nähe der sensiblen Haut- und Geschmacksnerven, wo sie als Umhüllungen der „Sinneszellen" um die Nervenfibrillen langgestreckte Trauben bilden. Doch trifft man ähnliche Hüllen auch häufig bei nicht nervösen Zellen. Die Scheiden um die Nervenfasern lassen sich ebenfalls weit in die Peripherie verfolgen. Da sie aber nur stückweise und oft nicht gleichzeitig mit ihrem fibrillären Inhalte eingeprägnirt werden, so bietet uns die Golgimethode weniger Aufklärung über das Verhältniss beider zu einander, wie andere Färbemethoden.

1) Histolog. Unters. über das Nervensystem der Hirudineen. Schneider's zool. Beitr. Bd. III, Heft 1.

2) Neurolog. Centralblatt 1899 Nr. 14.

Die Ganglienzellhüllen sind so dünn, dass sie die unter ihnen befindlichen Gebilde durchscheinen lassen. Sie erscheinen mit unserer Färbung ebenso wie die von ihnen ausgehenden Schläuche und die Scheiden der peripheren Nerven meist structurlos. Hier und da bei grösseren Ganglienzellen ist die Innenfläche der Hüllmembran mit dunkleren ringförmigen Fleckchen mit hellem Centrum besetzt. Bei stärkerer Vergrösserung erscheint nicht nur das Centrum hell, sondern man bemerkt auch in den dunkelen Ringen helle Pünktchen. Diese Ringe sind vielleicht die Ansatzpunkte von Fortsätzen, die zell-centralwärts gehen. Bisweilen gelingt es nämlieh, feine Röhren darzustellen, die von der Peripherie kernwärts ziehen, den Kern umgeben und dann gegen den Axencylinderfortsatz convergiren (Fig. 12).

Auch wo die Ganglienzellen gedrängt stehen, scheinen die Hüllen selbständig, nicht miteinander communicirend.

In den Pedal- und Visceralganglien sowie in den hinteren Theilen der Cerebralganglien trifft man häufig multipolare Zellen, die theils einzelne grössere Ganglienzellen, theils mehrere kleinere umgreifen (Fig. 13, 14). Die Fortsätze zeigen oft axiale Verstärkungen, Blattrippen vergleichbar, von diesen ausgehend membranartige unregelmässig zackig conturirte Fetzen, die unter einander oft durch zarte Fädchen verbunden sind. Meist ist ein Kern als heller scharf begrenzter Fleck nachweisbar. In Haufen kleinerer Ganglienzellen nehmen diese Hüllzellen höchst wunderliche Formen an, sich durch die Zellen mit ihrem Leibe hindurchwindend und links und rechts dieselben mit ihren Fortsätzen umgreifend. Es ist dann oft schwer, sie von amorphen Niederschlägen zu unterscheiden.

Es sind diese Zellen wohl identisch mit den von Retzius l. c. Taf. X, Fig. 1 u. Fig. 6 *bz* abgebildeten. Er beschreibt sie folgendermaassen (l. c. pag. 21): „Die im Inneren der Ganglien befindlichen Zellen sind ebenfalls mit reichlich verästelten Fortsätzen versehen; sie liegen zwischen den Ganglienzellen und umspinnen dieselben in sehr intrikater Weise; die Ganglienzellen werden durch ihre Fortsätze umstrickt; sie bilden eine Art „Scheide" um die Ganglienzellen . . . . Hier und da sieht man nur die fadenförmig feinen, die Ganglienzellen umspinnenden ver-

zweigten Fortsätze, bei genauerer Betrachtung erkennt man aber den kleinen Zellkörper mit dem Kern."

Diese Ausführungen stimmen durchaus mit unseren Beobachtungen überein. Die beschriebenen Zellen haben sicher nichts mit dem nervösen Faserkorb der Zellen zu thun, nirgends sieht man einen Zusammenhang mit Primitivfibrillen. Dagegen gehört jedenfalls ein Theil der pericellulären Kerne, die man mit Kernfärbemethoden leicht darstellt, unseren Zellen an[1]). Man vergleiche ferner die schönen Schilderungen, die Fol von offenbar ganz ähnlichen Zellen bei Dentalium in seinem „Lehrbuch d. vergl. mikr. Anatomie" p. 322 giebt.

In der Gegend des Eintrittes der Längscommissuren in die Ganglien sowie in den intragangliösen Commissuren trifft man häufig Zellen, die Uebergangsformen zu den intranervösen Zellen bilden. Die Fortsätze ordnen sich diesen ähnlich quer zu den Nervenfasern und erhalten, wo sie die Neurilemmscheide berühren, Füsschen, der Leib streckt sich mehr in die Länge.

Höchst eigenthümliche und noch räthselhafte Zellgebilde finden sich in den vorderen Parthieen des Oberschlundganglion sowie in den Tentakelganglien.

Bekanntlich trägt die Hauptmasse des Oberschlundganglion von Helix nach vorne beiderseits einen stumpfen Fortsatz, der dem hutpilzförmigen Hirntheil der Arthropoden und Würmer entspricht. Die laterale Hälfte besteht aus dichtgedrängten kleinen Ganglienzellen, die ausser dem Kerne nur Spuren von Protoplasma zeigen, die mediale Hälfte aus einem höchst feinen Neuropil, in das die Tentakelnerven münden. Die Fibrillen derselben durchsetzen zum Theil das Neuropil, um sich zu den hinteren Parthieen des Oberschlundganglion zu begeben, zum Theil dringen sie in das laterale Zelllager ein. Das Neuropil der Tentakel-

---

1) Ich weiss nicht, ob Apathy die angeführte Stelle bei Retzius im Auge gehabt hat, wenn er loc. cit. pag. 609 schreibt: „Es entstehen jene Bilder, die schon Retzius und andere gesehen haben und die sie auch bei Hirudineen als pericelluläre Körbe gedeutet, besser gesagt, nicht zu deuten gewusst haben." Seine Abbildungen Taf. XXVIII 1 und 2 scheinen wirklich pericelluläre Nervenfibrillenkörbe darzustellen, während ich bei Fig. 3 doch zweifelhaft bin, ob es sich hier nicht um einen durch Gliazellen gebildeten Korb handelt.

ganglien zeigt eine ganz gleiche Structur, auch die kleinen es umgebenden Ganglienzellen scheinen durchaus den eben erwähnten zu entsprechen.

In dieses Neuropil sind nun eigenthümliche Kerne eingestreut. Dieselben sind sehr chromatinreich, länglich, oft um die Längsaxe gebogen, wurstförmig, einzeln oder zu mehreren zusammengedrängt. Sie sind von einem hellen Hofe umgeben, der wohl aus durchscheinendem Protoplasma besteht, aber mit den gewöhnlichen Kernfärbemethoden keine Structur erkennen lässt. Mit der Weigert-Pal'schen Methode lassen diese Zellen aber zahlreiche schmale Fortsätze erkennen, die entweder sich mit anderen gleichartigen Zellen verbinden, oder in Fasern endigen, die mehr weniger weit im Neuropil verfolgt werden können. Ob diese Fasern nervöser oder gliöser Natur sind, lässt sich mit dieser Methode nicht ausmachen. Möglich, dass sie Haller's[1]) „Centralzellen“ bei Rhipidoglossen entsprechen, die dieser Autor für „Knotenpunkte im Nervennetz“ hält. Ich wage das nicht zu entscheiden. Denn Haller's Beschreibung der Ganglienzellen bei Rhipidoglossen weicht so sehr von allem, was ich bei Helix und anderen Pulmonaten gesehen habe, ab, dass, wenn man keinen Irrthum des Beobachters annehmen will, bei jenen Mollusken ganz andere Verhältnisse wie bei den Pulmonaten vorhanden sein müssen.

Bei unvollkommener Golgiimprägnation zeigen sich nun an Stelle dieser Zellen kreisförmig angeordnete schwarze Pünktchen, von denen reihenförmig angeordnete gleichartige Pünktchen ausgehen. Auch an Stelle der kleinen lateralen Ganglienzellen treten solche Punktkreise, wie sich an dünnen Schnitten nachweisen lässt, während an dickeren sich das ganze Zelllager als eine feingranulirte schwarze Masse darstellt. Wie ich nun in meiner oben citirten Arbeit wahrscheinlich zu machen suchte, entsprechen diese Pünktchen Neurosomen und damit jene multipolaren Neuropilzellen Nervenzellen, die eine Verbindung verschiedener Fibrillen besorgen. Sicher würde sich das aber erst behaupten lassen, wenn sich die Fibrillen mit Apathy's oder Bethe's Methoden exact darstellen liessen, was mir noch nicht gelang. Einstweilen ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass es sich um Gliazellen

1) Untersuchungen über meine Rhipidoglossen II Morph. Jahrbuch Bd. XI pag. 334.

handelt, und deshalb wollte ich ihre Beschreibung hier nicht unterlassen.

Bei vollkommener Golgiimprägnation sieht man nun an Stelle dieser Zellen dichte schwarze scharf conturirte Knollen, die sich durch diese distincten Conturen sofort von den amorphen unregelmässig granulirten Niederschlägen unterscheiden. In diese Knollen, deren grössere wohl ganzen Zellpacketen entsprechen, tauchen nun zweifellos Nervenfibrillen ein, doch ist damit natürlich nicht entschieden, ob sie mit den Zellen in intimere Verbindung treten. Die von Havet[1]) in seiner „Note preliminaire sur le systeme nerveux des Limax“ sub Fig. 9 abgebildeten „Cellules de nevroglie“ sollen vielleicht ähnliche Gebilde darstellen.

In den Tentakelganglien finden sich ganz dieselben Zellformen.

Eine kurze Zusammenfassung der Resultate obiger Untersuchung ergiebt Folgendes: Die drei Gruppen der „Begleitzellen“ peripherer Nerven lassen sich wohl ohne Weiteres als Bindegewebszellen charakterisiren. Von Interesse ist bei ihnen die stricte Anpassung an ihre Zwecke. Ich wies schon auf die verschiedenen Stärkeverhältnisse der dritten Gruppe je nach Grösse und Beweglichkeit der umsponnenen Gebilde hin. Die Begleitzellen der zur Radula führenden Nerven sind den Stützzellen des Radulaplexus nahe verwandt. Uebergangsformen lassen sich an der medianen Umbiegungsstelle jener Nerven gut beobachten. Unter dem Plexus haben sich nun die Ausläufer in höchst zweckmässiger Weise senkrecht zur Mehrzahl der Fibrillen gestellt, so ihnen unter der vielbewegten Zunge den besten Halt gebend. Das Verhalten der zweiten und dritten Gruppe vor allem berechtigt uns somit wohl, diese Zellen als Stützapparate der Nerven aufzufassen.

Die intranervösen Zellen beanspruchen eine besondere Stellung. Zunächst sind sie ganz unabhängig vom Neurilemm und den in diesem gelegenen Zellen der Gruppe III. Dann ist aber auch ihre Structur eine absolut eigenartige. Das Fibrillensystem im Inneren der Zellen giebt diesen ohne Zweifel eine grosse Festigkeit und gleichzeitig eine ausgedehnte Anpassungsfähigkeit

1) Anat. Anzeiger Bd. 16. No. 10/11, Fig. 9.

an weitgehende Lage- und Grösseveränderungen. Diese Verbindung von Fibrillen und Protoplasma erinnert unwillkürlich an ähnliche Verhältnisse bei den Gliazellen der Wirbelthiere, wenn sie auch eine viel innigere wie bei diesen ist. Schon bisher galten die Nervensepta unbestritten als Gliabildungen, und so dürfte auch wohl die Bezeichnung unserer Zellen als Gliazellen keinen Widerspruch finden.

Dass diese so charakteristischen Gebilde den bisherigen Bearbeitern des Gliagewebes der Wirbellosen entgangen sind, mahnt daran, wie gewagt es ist, auf Grund nur einer Untersuchungsmethode intrikate Strukturverhältnisse entwirren zu wollen. So haben denn auch wir allen Anlass, die Golgiresultate bezüglich der Ganglienglia mit aller Reserve zu verwerten.

Sicher erscheint mir die Umspannung der Ganglienzellen durch multipolare Zellen, die durch Uebergangsformen mit den Nervengliazellen verknüpft sind, und deren oft zu beobachtende fibrilläre Verstärkungen wieder an die Wirbelthierglia erinnern. Sicher erscheint mir ferner, dass diese Zellen keine Fortsätze in die Ganglienzellen hineinsenden, wie man nach Rohde's Untersuchungen vermuthen könnte. Allerdings umklammern sie die Ganglienzellen so fest, dass sehr wohl bei Zupf- und Pinselpräparaten resp. Schrumpfungen durch mangelhafte Fixirung Somatoplasmafasern an ihnen hängen bleiben können. Eine wirkliche Continuität lässt sich aber nicht nachweisen. Umspannt eine Gliazelle mehrere Ganglienzellen, so kann sie bei mangelhafter färberischer Differenzirung leicht eine nervöse Verbindung derselben vortäuschen.

Ob den Zell- und Nervenhüllen der Charakter gliöser Bildungen zuzuweisen ist, lässt sich auf Grund der Golgimethode nicht entscheiden. Die faserige Structur derselben, die Apathy (loc. cit. pag. 534 etc.) fand, lässt unsere Methode nicht erkennen. Auch über die intracellulären Röhrchen möchte ich mein Urtheil noch suspendiren. Sie sind ihrer Structur nach anscheinend nicht mit den dickeren Balken des alveolär gebauten Somatoplasma identisch, das ich mit Apathy's Hämatein in überraschender Klarheit darstellen konnte, dessen Schilderung aber nicht hierhergehört [1]). Ob die Röhrchen die intracellulären

1) Den Alveolarwänden und dickeren Somatoplasmabalken ähneln dagegen Nansen's intracelluläre „primitive tubes" sehr, wie er sie

Primitivfibrillen umschliessen, wie jene gröberen Schläuche die Axencylinder, würde sich erst feststellen lassen, wenn es gelänge, diese Fibrillen bei Helix sicher darzustellen. Bisher habe ich das noch nicht vermocht.

Völlig unsicher erscheint mir noch die Deutung der Zellen und knolligen Gebilde im Neuropil des hutpilzförmigen Körpers. Ich neige, wie erwähnt, dazu, sie für Sammelzellen der Nerven fibrillen zu halten. Vielleicht gelingt es glücklicheren Histologen, die Bedeutung dieser interessanten Gebilde klarzustellen.

Bellevue b. Konstanz, 1. Oktober 1899.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII.

Sämmtliche Zeichnungen sind mit Abbé's Zeichenapparat oder Leitz's Zeichenocular entworfen. Die Figuren 1, 3, 7 sind behufs Raumersparniss nachträglich auf die Hälfte verkleinert.

Schnittdicke 45—60 μ. Vergrösserung: Fig. 11 = 125 (Apochr. Obj. 8 Oc. 4), Fig. 10 = 543 (Seibert's Wasser-Imm. VII Oc. 0). Sämmtliche übrigen Figuren = 372 (Apochr. Obj. 4 Oc. 6).

Fig. 1. Begleitzelle einzelner Nervenfibrillen im parapharingealen Bindegewebe (Hel. hortensis). *a. b.* s. Text. *f.* Nervenfibrillen.

Fig. 2. Begleitzellen des Radulaplexus (H. hortensis).
a. Begleitzellen und deren Fortsätze mit durch den Schnitt lädirten Rändern, *b.* Nervenplexus, *c.* Kittsubstanz des Plattenepithels.

Fig. 3. Isolirte Begleitzelle aus demselben Plexus.

Fig. 4. Begleitzellen eines Nervenplexus aus dem parapharyngealen Bindegewebe. *f.* Nervenfibrillen, *k.* incrustirte Kerne.

Fig. 5. Bindegewebszellen im Neurilemm eines peripheren Nerven (H. pomatia). *f.* Nervenfibrille, *a.* Zellfortsatz.

Fig. 6. Bindegewebszellen im Neurilemm der Cerebro-Visceralcommissur (H. hortensis). *c.g.* Cerebralganglion, *a.* mehrfach eingeknickter Zellfortsatz.

---

auf Tafel IV u. V seines Aufsatzes „The structure and Combination of the hist. Elements of the Centr. nervous system" Bergens Museum 1886 sehr schön darstellt. Ebenso vermuthe ich, dass Rohde's intracelluläre Neurogliafibrillen (Ganglienzelle und Neuroglia, Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XXXXII, pag. 428 f.) diesen Somatoplasmabalken entsprechen.

Fig. 7. Bindegewebszellen im Neurilemm des grossen Tentakelnerven (H. hortensis).
Fig. 8. Nervenquerschnitt mit Gliazellen (H. pomatia) *f.* Nervenfibrillen.
Fig. 9. Nervengliazelle (H. pomatia) Fragment.
Fig. 10. Fibrillennetz in einer Nerven-Gliazelle (H. pomatia).
Fig. 11. *a.* Nervengliazelle, *b.* Gangliengliazelle (H. hortensis), *C.c.* Cerebrovisceralcommissur. *v.g.* Visceralganglion.
Fig. 12. *a.* Bruchstück einer Ganglienzellhülle mit kernähnlichen Ringen.
b. Dieselben Ringe stärker vergrössert.
c. Ganglienzelle mit intracellulärem Röhrensystem.
d. Dieselbe in einem folgenden Schnitte.
a—d von Hel. hortensis.
Fig. 13 u. 14. Gangliengliazellen. *a* amorphe Incrustation.

Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär?

Von

Prof. Dr. **J. Aug. Hammar** (Upsala).

Hierzu Tafel XIX.

Die Beobachtungen über das Vorkommen eines primären protoplasmatischen Zusammenhanges zwischen den Blastomeren, welche ich in den Jahren 1896 und 1897 veröffentlicht habe, haben von mehreren Seiten Bestätigung gefunden.

So giebt E. B. Wilson ('97) an, dass er meine Beobachtungen an Seeigeleiern in der Hauptsache bestätigen könne. Auch Reinke (cit. nach Barfurth '96) soll einen ähnlichen primären Zusammenhang (in den Echinodermeneiern?) „schon im Zwei- und Vierzellenstadium“ gesehen haben.

Ferner hat E. A. Andrews ('97b) an den lebenden Eiern gewisser Lamellibranchiaten „a clear outer protoplasm“ beschrieben, „that forms a true ectosarc over the more granular, yolk bearing interior part“. Diese Schicht verhält sich im Wesentlichen wie die entsprechende Bildung im Echinidenei: „When the actual cleavage plane cuts across the cell, it does not affect

the ectosarc, which thus remains continuous from one cell to the other.“ Nur soll eine Lostrennung der Schicht in den Einschnürungswinkeln, wie sie bei Echinus vorkommt, hier nicht stattfinden: „the ectosarc is seen to follow the groove as it sinks down . . . . and not to leave the surface as Hammar described in Echinus.“

Schliesslich hat Klaatsch ('98), was von besonderem Interesse ist, an konservirten Amphioxuseiern meine bei Evertebraten gemachten Befunde bestätigen können. Seine Präparate zeigen, dass schon im Zweizellenstadium „sich von der einen Zelle zur anderen ein zarter Saum erstreckt, der die Continuität wahrt.“ In allen folgenden Stadien bleibt diese Crusta oder Ora limitans erhalten. Noch bei der Gastrulation ist das Intercellularsystem überall vorhanden, auch am Blastoporus.

„An dieser äusseren Hülle oder Crusta tritt nun in den späteren Stadien eine Differenzirung insofern ein, als einzelne Parthieen derselben sich zu festeren Strängen verdichten und somit, von der Fläche gesehen, sich als zierliche Intercellularstränge präsentiren.“ Auf dem optischen Durchschnitte erscheint die Crusta limitans als ein ziemlich stark lichtbrechender Saum.

„Viel weniger sicher ist das Vorkommen einer entsprechenden Bildung auf der Innenseite.“ Auch konnte Klaatsch nicht zur Klarheit darüber kommen, „wie weit die Brücken zwischen den Zellen in die Tiefe reichen“[1]).

Indessen sind auch von einigen Forschern Bedenken erhoben worden; doch gelten diese nicht so sehr den gemachten Beobachtungen, als der Deutung der beobachteten Structuren als einer protoplasmatischen und primären Verbindung zwischen den Blastomeren.

Einestheils hat man ihre protoplasmatische Natur verneint und sie **als eine Membran** zu deuten versucht. Wie ich schon früher angegeben habe, ist eine solche Deutung für das Echinodermenei schon von Fol ('77—'79) gegeben worden, indem derselbe die hier befindliche ectoplasmatische Randschicht

1) Was ich von Klaatsch's Präparaten durch eigene Anschauung kenne, macht mich geneigt, in denselben das Vorkommen von solchen seitlichen intercellularen Verbindungen anzunehmen. Dagegen bin ich nicht ganz im Klaren, ob es wirkliche sekundäre Verbindungen oder Artefacte sind.

als „zweite oder innere Dotterhaut bezeichnet". Auch Herbst ('93) scheint zu einer ähnlichen Ansicht hinzuneigen.

Neuerdings haben meine Befunde durch v. Erlanger ('97) eine ähnliche Umdeutung erfahren. Derselbe sagt:

„Schon 1892 hatte Bütschli das Vorhandensein einer gut ausgebildeten Alveolarschicht am Seeigelei beschrieben und abgebildet, und Ref. hatte in dem vorjährigen Bericht über Protoplasmastruktur (Z. C.-Bl. III p. 264) hervorgehoben, dass er die Alveolarschicht am lebenden Seeigelei beobachtet und photographiert hatte. Hammar hat die Alveolarschicht ebenfalls und speciell auf dem Zweizellenstadium gesehen und schreibt ihr einen reticulirten beziehungsweise wabigen Bau zu. Seine Schnittpräparate bestimmen ihn eher dazu, die Struktur für eine wirklich netzförmige zu halten, da er die membranartige Schicht des Ectoplasmas (Alveolarschicht, Ref.) nicht als eine kontinuirliche, sondern als eine fein punktirte Linie sieht. Dieses Bedenken Hammar's lässt sich nach der Wabentheorie sehr leicht beseitigen, da die Punkte weiter nichts als den Ausdruck der radial gestellten Alveolarwände der Alveolarschicht sind, deren äussere Begrenzung aber eine kontinuirliche Linie bildet. Wenn sich die beiden Furchungszellen an einander abplatten, erhebt sich die Alveolarschicht in einem Ring oder einer Zone, welche senkrecht zur Theilungsachse steht, von der Zelloberfläche ab, wobei zwischen den Blastomeren und unter der abgehobenen Alveolarschicht eine neue Alveolarschicht ausgebildet wird. Der abgehobene Theil der alten Alveolarschicht ist nun dasjenige, was Hammar als einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen beschreibt. Diese Verhältnisse sind sehr deutlich auf der von mir vor vier Jahren verfertigten Photographie eines lebenden zweigetheilten Eies von Sphaerechinus granularis veranschaulicht, während Hammar die eine Alveolarschicht, welche in der erwähnten Zone an jeder Blastomere und zwischen denselben natürlich doppelt auftritt, übersehen hat. Ref. kann sich daher der Hammar'schen Deutung des Befundes als eines primären Zusammenhangs zwischen den Furchungszellen nicht anschliessen, sondern betrachtet die abgehobene Alveolarschicht als eine Membranbildung, da, beispielsweise bei dem Tardigradenei, die Eimembran wirklich aus der nach der Besamung sich von der Eioberfläche abhebenden und erstarrenden Alveolarschicht

entsteht und sofort eine neue Alveolarschicht, von der alten durch einen deutlichen Zwischenraum geschieden, an der Eioberfläche auftritt. Auch scheinen Ref. die neuen Beobachtungen Hammar's über dieselben Bildungen bei einer grösseren Anzahl neuer Objekte die gleiche Deutung zuzulassen, wozu noch zu bemerken ist, dass die linsenförmigen Zwischenräume zwischen Furchungszellen, namentlich auf dem Zweizellenstadium nicht immer Schrumpfungsprodukte sind, wie Hammar anzunehmen geneigt ist, sondern an manchem lebenden Objekt leicht beobachtet werden können, beispielsweise bei Moluskeneiern, Nematodeneiern etc.“

Was man heute als eine Zellmembran bezeichnet, dürfte nicht immer dasselbe sein (cfr. die von v. Bambeke ('97) gegebene übersichtliche Darstellung), und deshalb ist es, ehe ich zu einer Erörterung der Frage, ob der Zusammenhang zwischen den Furchungszellen durch eine Protoplasmaschicht oder nur durch eine Membran bedingt wird, übergehe, nöthig, eine Verständigung betreffs des Membranbegriffs zu treffen zu suchen.

Wenn man, wie es hie und da zu geschehen scheint, fast jede äussere Begrenzungsschicht des Protoplasmas als eine Membran bezeichnet, hat eine Diskussion über diese Frage selbstredend keinen Sinn. Ja auch die ältere Forderung, dass eine Membran „doppelkontourirt“ sein muss, hat bei unseren jetzigen optischen Ressourcen seine entscheidende Bedeutung verloren. Jeder protoplasmatische Grenzsaum kann bei der Untersuchung mit einer guten Oelimmersionslinse dieser Bedingung entsprechen[1]).

Mit Fr. E. Schulze ('96) verstehe ich unter einer Zellmembran nur eine „in sich zusammenhängende häutige Grenzschicht einer Zelle, welche deutlich von dem Plasmakörper abgesetzt ist“. Ich glaube aber, dass sich neben diesen rein morphologischen Kriterien für eine Zellmembran im allgemeinen auch gewisse physiologische Vorstellungen an den Membranbegriff knüpfen. Insbesondere dürfte man einer Membran kein Vermögen activer Formveränderungen, wie es dem Protoplasma zukommt, zuschreiben können.

So giebt ja Wilson ('97) an, dass „the cellmembrane ....

---

1) Für das fixirte Objekt scheint mir die von Fol aufgestellte und von v. Bambeke ('97) anerkannte Gruppe „Couche à contour simple“ kaum aufrecht zu halten zu sein.

belongs to the lifeless products of the cell and hence plays no direct part in the active cell-life". Und His ('97) sagt: „Die Zellmembranen älterer Autoren waren wohl meistens als todte Häute gedacht, die nur durch ihre physikalischen Eigenschaften, ihre Ausdehnbarkeit und Elasticität, ihre Porosität u. a. m. Bedeutung haben sollten."

Wenn man diese Auffassung von der Zellmembran hegt, kann man mit Sicherheit behaupten, dass weder die Aussenschicht des Echinodermeneies, noch der Grenzsaum der übrigen von mir untersuchten Eier als Membran aufzufassen ist.

Die Aussenschicht des Echinideneies tritt zwar bei dem lebenden Objekt mit distinktem inneren Rande hervor; wie ich schon 1896 beschrieben habe, zeigen sich indessen schon im frischen Ei feine Radiärfäserchen, die sich zwischen dem körnigen Eiplasma und der Aussenschicht ausspannen, wenn sich dieselbe in Folge der Verdünstung des Wassers oder aus anderen Ursachen abhebt. Ein ganz entsprechendes Bild gewährt regelmässig das fixirte Ei, indem aus dem Gerüste des Eiinneren feine Fäserchen entspringen, welche die Aussenschicht durchziehen, um sich an dem im Durchschnitte fein punktirten Grenzsaume des Eies anzuheften. Es herrscht also zwischen der Aussenschicht und dem Protoplasmagerüste des Eiinneren eine vollkommene Kontinuität.

Es war auf Grund dieser Struktur und dieses kontinuirlichen Zusammenhanges mit dem unterliegenden Eiprotoplasma, dass ich mich für berechtigt ansah, in meinem ersten Aufsatze die Aussenschicht des Echinuseies vom morphologischen Gesichtspunkte aus nicht als eine Membran, sondern als ein Ectoplasma zu bezeichnen.

Für diese Auffassung wäre es von geringem Belang, wenn auch die von Bütschli und v. Erlanger verfochtene Auffassung, dass diesem Ectoplasma eine wirkliche — nicht fädige — Alveolarstruktur zukomme, richtig wäre, wovon jedenfalls ich mich auch bei erneuter Prüfung nicht habe überzeugen können[1]).

---

1) Es wirkt sehr befremdend, wenn v. Erlanger ('97) diese „Alveolarschicht" sich erst dann abheben lässt, „wenn sich die beiden Furchungszellen an einander abplatten". Diese Abhebung geschieht ja doch schon bei beginnender Einschnürung und wird hingegen bei der fraglichen Abflachung wieder ausgeglichen. — Eine doppelte Alveolarschicht, wie sie v. Erlanger beschreibt, besitzt das Ei von Echinus

Dass die Aussenschicht des Echinodermeneies nicht nur die morphologischen, sondern auch die physiologischen Merkmale des Protoplasmas besitzt, das zeigen die Ergebnisse von Untersuchungen, die seit dem Erscheinen meines ersten Aufsatzes von zwei amerikanischen Forschern G. T. und E. A. Andrews veröffentlicht worden sind.

So findet die erstgenannte Verfasserin ('97 a) bei Eiern von Asterias, Echinus und Arbacia eine oberflächliche Schicht, welche bald (z. B. p. 372) als „a pellicle", bald (p. 384) als „a more distinct and thicker hyaline covering of the egg, which seemed structureless under the highest powers" beschrieben wird. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass diese Schicht eben der u. a. von mir bei Echinus miliaris hervorgehobenen entspricht. Von dieser Schicht nun hat G. F. Andrews beim Studium des lebenden Eies auf verschiedenen Stufen der Entwicklung unter normalen Verhältnissen feine bewegliche, pseudopodienähnliche Fasern hervorschiessen sehen, die aus der Eisubstanz gleichsam herausgesponnen wurden. Man muss der Verfasserin beitreten, wenn sie aus diesem Befunde den Schluss zieht, „that the peripheral substance of egg and cells is freely protoplastic, despite its appearance under less magnification of beeing a smooth and stable pellicle."

Diese Beobachtungen sind von E. A. Andrew's ('97 b) bestätigt und erweitert worden, indem er vom „Ectosarc" gewisser Lamellibranchiateneier — welche Schicht er selbst mit der ectoplasmatischen Schicht des Echinodermeneies gleichstellt — am lebenden Objekte vor und während der Furchung Wellen und stumpf pseudopodienähnliche Warzen („Waves and blunt pseudopodialike papill") entstehen sah.

Die Wellen und Fortsätze veränderten ihre Form und bekundeten dadurch ihre vitale Natur. Auch bei anderen Eiarten (so bei Anneliden- und Nemertineneiern) wurde eine ähnliche

---

miliaris sicher nicht, auch dehnt sich eine solche Schicht nicht um die inneren Flächen der Furchungszellen herum aus. In dieser letzteren Hinsicht kommen offenbar bei den Echinodermeneiern recht grosse Verschiedenheiten vor, was die Abbildungen Selenka's ('78 und '83) auch andeuten. Die Verhältnisse, wie sie v. Erlanger bei Sphaerechinus granularis gefunden hat, lassen sich nicht ohne weiteres als auch bei Echinus miliaris vorhanden annehmen.

fadenbildende Wirksamkeit („filose activity") von diesem Forscher ('98a) beobachtet; da derselbe aber betreffs dieser Eier von dem Vorkommen oder Nichtvorkommen einer ectoplasmatischen Randschicht Nichts erwähnt, gehe ich auf diese seine Beobachtungen hier nicht näher ein.

Für die Eier von Hydra, wo nach dem letztgenannten Forscher ('98a) ähnliche warzen- und fadenförmige Hervorschiebungen vorkommen, giebt eine der Abbildungen an die Hand, dass eine solche Randschicht nicht vorhanden ist. Wie ich früher ('97) betont habe, ist dieses der Fall bei den meisten von mir untersuchten Eiern. Ebensowenig wie eine ausgeprägte Ectoplasmaschicht am lebenden Eie, lässt sich eine alveolenähnliche Schicht, sei es vor oder nach der Fixirung, nachweisen. Deshalb ist mir die Annahme v. Erlanger's ('97) von zwei oberflächlichen Alveolarschichten ganz befremdlich. Eine Deutung in dieser Richtung gestatten meine fraglichen „neuen Beobachtungen" sicherlich nicht.

Der Grenzsaum zeigt sich sowohl am lebenden, wie am fixirten Objekt als integrirender Theil des Protoplasmas. Er gehört in die Categorie wahrer „Grenzschichten" im His'schen Sinne, „peripherische Ausbreitungen des Morphoplasmas, dessen organischen Abschluss sie darstellen" (His '99, p. 186). Beobachtungen in Betreff der vitalen Natur der oberflächlichen Schicht des Protoplasmas, wie die von E. A. Andrews ('98c) am Hydraeie gemachten, als Stütze für diese Ansicht anzuführen, scheint mir kaum nöthig.

Nach diesen Erörterungen glaube ich, dass man mir darin Recht geben wird, dass die Substanz, welche die fragliche Verbindung zwischen den Blastomeren bewirkt, keine Membran sein kann, sondern sowohl morphologisch wie auch physiologisch als lebendes Zellprotoplasma zu bezeichnen ist.

Anderseits wiederum scheint zwar die protoplasmatische Natur der verbindenden Schicht nicht angezweifelt zu werden, wogegen aber **die primäre Beschaffenheit des Zusammenhanges** in Zweifel gezogen wird.

So sagt Flemming ('97): „Bei den ersten Theilungen des

lebend beobachteten Anodonteneies .... habe ich beobachtet, dass die Furchungszellen sich während der Theilung und Ausrundung der Zellen nur in einem Punkt berühren; und so dürfte es wohl bei sehr vielen Eiern, vielleicht überall sein. Dann später, wenn die Zellen sich gegeneinander abflachen, liegen sie mit grosser Berührungsebene aneinander und mögen dann, wie ich gern zugebe, rings in der Peripherie so mit einander zusammenhängen, wie es Hammar beschreibt. Das kann man aber auch so auffassen, dass eine sekundäre Verbindung der Zellen gefolgt ist, denn der ursprüngliche Berührungspunkt derselben ist verschwindend klein gegenüber der späteren kreisförmigen Verbindung."

Dieser Anschauung hat sich His ('98) angeschlossen, welcher äussert: „Dagegen gehören die von Hammar beschriebenen Verbindungen zwischen Furchungszellen an Eiern von Seeigeln und von anderen Wirbellosen (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47, S. 14 und Bd. 48, S. 92) offenbar nicht in die oben besprochene Kategorie von Strahlenresten (d. h. intercelluläre Verbindungsbrücken als Reste des früheren Zusammenhanges). Gleich Flemming bin ich eher geneigt sie für sekundäre Verbindungen zu halten, für Verbindungen der Zonae limitantes. Bei früherem Anlass (His, Archiv 1894 S. 64 ff.) habe ich so verbundene Zellschichten als „Mauerformen" bezeichnet.

Dass die Verbindung zwischen den Furchungszellen des Echinuseies eine primäre und nicht eine sekundäre ist, lässt sich indessen nicht gut verneinen. Beim Studium des lebenden Eies kann man ja bei direkter Beobachtung konstatiren, dass die Ectoplasmaschicht, die diese Verbindung vermittelt, auf keiner Stufe der Entwicklung bis zur Gastrulabildung ihre Kontinuität verliert.

In dieser unschwer zu machenden Beobachtung sind auch meines Wissens alle Forscher, welche diese Eier untersucht haben, einig gewesen. Sie wird auch durch die oben angeführten Beobachtungen E. A. Andrews' ('97 b) für gewisse Lamellibranchiateneier bestätigt.

Anders gestalten sich freilich die Verhältnisse bei der Mehrzahl der in dieser Hinsicht untersuchten Eier, welche der Ectoplasmaschicht ermangeln. Hier lässt sich die Verbindung bei dem lebenden Objekt nicht ohne Weiteres mit Sicherheit feststellen. Höchstens kann man am lebenden Eie für das Vor-

handensein einer solchen Verbindung indirekte Wahrscheinlichkeitsbeweise finden. Einen solchen Beweis sehe ich in dem bei vielen Eiern auf der zweizelligen Stufe vorhandenen linsenförmigen Zwischenraum („Corps lenticulaire") zwischen den Blastomeren. Dieser Umstand, dass die Blastomeren mit ihren äusseren Randparthieen einander anliegen, während die centralen Theile ihrer einander zugekehrten Flächen mehr oder weniger von einander getrennt sind, scheint mir durch kein anderes Verhältniss eine so ungesuchte Erklärung zu erhalten, als eben durch die von mir gefundene oberflächliche Verbindung[1]).

Bei zweckmässiger Fixirung lassen sich indessen in den übrigen untersuchten Eiern principiell ähnliche Bilder wie im Seeigelei nachweisen und zwar nicht nur in den Ruhepausen zwischen den Zelltheilungen, sondern, wenngleich unter grösseren technischen Schwierigkeiten auch während der Mitose und bei rundlich geformten Blastomeren. In meinem zweiten Aufsatze ('97), wo ich dies schon hervorgehoben habe, habe ich im Zusammenhange damit auf einige der beigefügten Bilder (Fig. 6, 7 u. 12) hingewiesen. Als weitere Belege füge ich hier — ebenfalls aus meinem älteren Materiale — die Fig. 14 und 15 bei.

Unter solchen Verhältnissen nur die Verbindungen der Echinidenblastomeren als primäre, die entsprechenden Verbindungen in den übrigen von mir untersuchten Eiern als sekundäre aufzufassen, schien mir kaum zulässig. Die angeführten Erwägungen haben mich bewogen, sie in meinem letzten Aufsatze als primär zu bezeichnen.

Es lässt sich die entgegengesetzte Auffassung jedoch nicht ohne weiteres ganz abweisen, um so weniger, als seit meiner ersten Veröffentlichung das Vorkommen sekundärer Verbindungen,

---

1) v. Erlanger ('97) wirft mir mit Unrecht vor, dass ich geneigt sei, diesen linsenförmigen Zwischenraum stets als Schrumpfungsprodukt aufzufassen. Die Verallgemeinerung ist mir fremd. Ich habe den fraglichen Zwischenraum an meinem Untersuchungsmaterial am lebenden Ei nicht gefunden und deswegen das nach der Fixirung hervortretende Bild als durch Schrumpfung hervorgebracht beschrieben. Dass es an „manchem lebenden Objekt leicht beobachtet werden" kann, war mir nicht unbekannt, und dieses ist mir, wie gesagt, eben als eine indirekte Stütze für den präformirten Charakter der von mir gefundenen Verbindung erschienen.

wennschon von ziemlich labiler Natur, in Eiern verschiedener Thierklassen beschrieben worden ist.

G. F. und E. A. Andrews haben nämlich an den von ihnen untersuchten Eiern nicht nur von der äusseren Oberfläche, sondern auch von den einander zugekehrten Flächen der Furchungszellen fadenförmige Fortsätze transitorischer Art entstehen sehen. Hierdurch werden die Zellen oftmals durch unregelmässige, bisweilen verzweigte Stränge und Fädchen, grösstentheils sehr delicater Natur mit einander verbunden. An gewissen Echinodermeneiern z. B. ist das Auftreten solcher sekundärer Verbindungen beobachtet worden, noch ehe die Trennung der ersten Furchungszellen vollzogen war. Auf den folgenden Stufen war die Furchungshöhle von ihnen durchzogen, und noch nach der Invagination waren die Ectoderm- und Entodermzellen durch ähnliche „ausgesponnene“ Fäserchen mit einander verbunden.

Unter solchen Verhältnissen ist es für eine sichere Entscheidung, ob die von mir beschriebene Verbindung zwischen den Blastomeren primärer oder sekundärer Natur ist, nöthig, den Furchungsprocess selbst und zwar vor Allem im Stadium der Protoplasmadurchschnürung einer eingehenden Prüfung zu unterwerfen. Aus einer solchen Untersuchung dürfte man hoffen können, bestimmte Belege dafür zu erhalten, ob wirklich der Grenzsaum bei den verschiedenen Phasen der Theilung erhalten bleibt und, wenn dieses der Fall ist, durch welchen Mechanismus es bewirkt wird.

Diese in technischer Hinsicht recht schwierige Aufgabe habe ich schon im Sommer 1898 in Angriff genommen. Ungünstige äussere Umstände, vor allem eine durch abnorme Witterungsverhältnisse bewirkte ungewöhnliche Spärlichkeit des Materials verursachten, dass meine damaligen Untersuchungen nicht auf eine so breite Basis gestellt werden konnten, wie ich gehofft hatte. Ich hatte deswegen ihre Veröffentlichung verschoben. Da indessen auch der letzte Sommer mir nicht günstiger gewesen ist, habe ich mich entschlossen, vorläufig meine nun schon mehr als ein Jahr alten Ergebnisse zu veröffentlichen, in der Hoffnung, dass mir ihre Ergänzung in der nächsten Zeit möglich sein wird.

Mein vorliegendes Untersuchungsmaterial beschränkt sich auf die Eier zweier Seeigel — Echinus miliaris und Amphidetus

cordatus. Wenngleich derselben Thierklasse angehörend, repräsentiren sie in der fraglichen Hinsicht verschiedene Eitypen, indem dem Amphidetusei die bei dem Echinusei vorhandene Ectoplasmaschicht fehlt. Das Amphidetusei schliesst sich übrigens auch den in meinem letzten Aufsatze geschilderten holoblastischen Evertebrateneiern nahe an.

Die Technik ist mit einigen Modificationen dieselbe gewesen, die ich ('97) schon früher angegeben habe.

Nur ist für die Echinuseier, bei denen die den Zusammenhang bewirkende ectoplasmatische Schicht ohne jedes Zuthun deutlich hervortritt, ein nur sehr geringer Zusatz mit Sublimat gesättigten koncentrirten Meerwassers zur Fixirungsflüssigkeit erforderlich, während ein solcher Zusatz für die Amphidetuseier unumgänglich nothwendig und nach denselben Grundsätzen für fast jedes Furchungsstadium herauszuprobiren ist, ganz wie es sich am angeführten Orte angegeben findet. Die inneren Strukturen sind deswegen in den konservirten Echinuseiern viel besser als in den Amphidetuseiern erhalten, was ein Blick auf die beifolgenden Abbildungen auch sofort zeigt.

Um die Processe planmässig verfolgen zu können, habe ich von Eikulturen während der ersten und zweiten Furchung mit je 5 Minuten Zwischenzeit Eiportionen genommen und jede Portion unter Anwendung drei verschiedener Koncentrationen der Konservirungsflüssigkeit fixirt — ein ziemlich zeitraubendes Verfahren, das aber, will man ein wirklich planmässiges Studium des Entwicklungsverlaufes ausführen, kaum zu umgehen ist.

Zu dem Zwecke, gewisse innere Strukturen — vor allem Chromosomen, Centralkörperchen und Zwischenkörperchen — hervorzuheben, was erst nach scharfer Differenzirung möglich ist, und dennoch gleichzeitig das locker gebaute und auch bei schwacher Entfärbung leicht undeutlich werdende Ectoplasma, bezw. den Grenzsaum mit voller Schärfe zu erkennen, habe ich die Heidenhain'sche Eisenalaun-Hämatoxylinmethode als eine Art von Doppelfärbung angewendet. Die Schnitte wurden dabei zuerst regressiv gefärbt und dann vorsichtig progressiv nachgefärbt. Es wurde also nach den gewöhnlichen, ursprünglich für die Centrosomenfärbung angegebenen Regeln gebeizt, übergefärbt und — ziemlich schwach — entfärbt. Hiernach wurde in Aq. dest. abgespült und in einer stark verdünnten Hämatoxylinlösung (ca. 10

Tropfen der $^1/_2\,^0/_0$igen Lösung auf das Urgläschen) vorsichtig bis zur Erreichung einer diffusen blauen Färbung nachgefärbt. Dann Abspülung in Leitungswasser, Entwässerung und Montirung [1]).

a) Eier von Echinus miliaris.

Eine Untersuchung des fixirten Materiales kann hier ziemlich überflüssig erscheinen, da die wesentlichen Veränderungen während der Mitose schon am lebenden Ei leicht verfolgbar sind. Nicht desto weniger ist eine solche Untersuchung von recht grossem Interesse, nicht nur weil bei derselben gewisse Détails erst deutlich zu verfolgen sind, sondern auch weil sie willkommene Anhaltspunkte für eine direkte Vergleichung mit dem weniger klaren Amphidetusobjekte darbietet. Im Anschluss zu meiner schon 1896 gegebenen Schilderung des Verhaltens des lebenden Eies lasse ich deswegen hier einige sich auf dem Studium des fixirten Objektes fussende Beobachtungen folgen.

Die Einschnürung des Zellenkörpers erfolgt bei der Furchung des Echinuseies relativ spät, was übrigens auch bei vielen anderen Eiern der Fall zu sein scheint. Sie ist bis in das Stadium verschoben, wo die Chromosomen Bläschenform angenommen haben, was wohl dem Dispiremstadium entspricht. Dies stimmt ja gut überein mit der Auffassung, dass die Dotterkörnchen eine Last bilden, welche die Bewegungen des Protoplasmas erschwert und findet in ihr seine ungesuchte Erklärung. Bei beginnender Einschnürung (Fig. 1), wo bekanntlich der körnchenfreie centrale Dotterbezirk noch die Hantelform besitzt und eine deutliche Doppelstrahlung vorhanden ist, folgt der dünne Grenzsaum der Peripherie des körnigen Dotters nicht mehr genau. Zwar wird er auch eingebuchtet, aber — sei es in Folge grösserer Steifheit

---

1) Es bietet der Dotter, je nachdem er unmittelbar vor oder nach der letzten diffusen Färbung untersucht wird, einen constanten und, wie es mir scheint, recht lehrreichen Unterschied im Aussehen dar. In beiden Fällen tritt das Protoplasma dunkelgefärbt zwischen den blasseren Dotterkörnchen hervor; nach der diffusen Färbung zeigt es sich als ein typisches Wabenwerk, unmittelbar nach erfolgter Differenzirung aber mit deutlicher Fadenstruktur. Die diffuse Farbenimbibition verdeckt offenbar die faserigen Bestandtheile des fixirten Protoplasmas.

seiner Substanz oder aus anderen Gründen — weniger tief. Dadurch wird die am lebenden Objekt wahrzunehmende Verbreiterung der Ectoplasmaschicht in der Schnürfurche bedingt. Hierbei spannen sich, wie das fixirte Material lehrt, zahlreiche feine Linien vom körnigen Dotter zum Grenzsaum hinüber. Da diese Linien im Quer- oder Schrägschnitte als Punkte hervortreten, möchte ich sie als Fädchen — Radiär- oder Verbindungsfäserchen — auffassen. Es sind dieselben, die ich schon im Jahre 1896 beschrieben habe und welche, wenngleich meistens schon wegen ihrer geringen Länge weniger deutlich hervortretend den Grenzsaum längs der ganzen Eiperipherie mit dem unterliegenden körnigen Dotter verbinden[1]).

Die Entfernung zwischen der Oberfläche des körnigen Dotters und dem Grenzsaum wird bei fortschreitender Einschnürung immer grösser (Fig. 2). Dabei entsteht der Schnürfurche entsprechend nach innen vom Grenzsaume ein von Verbindungsfäserchen freier, im Durchschnitte fast triangulärer Raum. Ob dieser Raum durch Durchreissen der Fäserchen oder durch blosses Auseinanderweichen derselben zu Stande kommt, habe ich nicht mit Sicherheit entscheiden können. So viel steht jedoch fest, dass man in den Schnitten recht häufig Fäserchen mit freien inneren Enden antrifft, von denen man aber nie mit Sicherheit sagen kann, ob sie nicht lediglich schiefgehende und deswegen von dem Messer getroffene Gebilde sind. Die gerade in diesem Stadium leicht anzutreffenden punktförmigen Quer- oder Schiefschnitte sind es jedenfalls, die mich vor Allem bewogen haben, diese Bildungen als Fäserchen und nicht als Alveolenwände aufzufassen.

In Uebereinstimmung mit dem, was im lebenden Ei zu sehen ist, bleibt der Grenzsaum die ganze Einschnürungsperiode in diesem eingebuchteten Zustande, ohne in die Schnürfurche tiefer einzudringen resp. in sie eingezogen zu werden. Dies zeigt eine Vergleichung des halbdurchschnürten Eies in Fig. 2 mit Fig. 3, wo ein Flemming'sches Zwischenkörperchen schon ausgebildet ist.

---

1) Aus dem obigen erhellt, dass die am lebenden Eie zu beobachtende helle Ectoplasmaschicht am fixirten Eie durch den Grenzsaum mit der von diesem nach innen verlaufenden kurzen Radiär- oder Verbindungsfäserchen repräsentirt wird.

Dieses Zwischenkörperchen kann schon am lebenden Objekte wahrgenommen werden. Es tritt als ein zwischen den beiden ersten Furchungszellen liegendes, ein wenig glänzendes Körnchen hervor, in dessen Umgebung die Zelloberflächen uneben, wie gerunzelt, erscheinen. Am fixirten Ei sieht man es in jeder der verbundenen Zellen von einem schmalen körnchenfreien Hof umgeben, in welchem sich gewöhnlich eine strahlige Anordnung um das Zwischenkörperchen herum zeigt, der in der Literatur schon mehrfach beschriebene Doppelconus. Oftmals sind auch in der Nähe dieses Körperchens von Eisenalaun-Hämatoxylin stark tingirte Körnchen zu finden, wie solche auch in den früheren Einschnürungsstadien in der Aequatorialebene recht häufig sind.

Auch im Ruhestadium nach der ersten Furchung, wo die Blastomeren einander flach anliegen, findet man das Zwischenkörperchen wieder. In vielen Fällen bildet es noch deutlich eine Verbindung zwischen den Blastomeren, in anderen scheint es ganz frei zu liegen. Dieses ist auf den noch späteren Stufen sicher der Fall. Das durch seine Reaction gegen Eisenalaun-Hämatoxylin noch immer kenntliche Körperchen lässt sich in einer Ecke der Furchungsspalte noch gegen das Ende der zweiten Furchung wiederfinden. Es kann dabei, wie in Fig. 5, dem Anschein nach seinen ursprünglichen Platz ziemlich bewahrt haben. Nicht selten findet man seine Peripherie blasser gefärbt, aber mit deutlicher Randkontour versehen, sodass es aussieht, als ob es von einer Hülle umgeben wäre. Das endgültige Schicksal dieses Zwischenkörperchens habe ich ebensowenig wie andere Untersucher erforschen können. Da es sich später nicht wiederfinden lässt, vermuthe ich in Uebereinstimmung mit dem, was anderorts ausgesprochen ist (z. B. Hoffmann '98 p. 412), dass es der Auflösung anheimfällt.

Wenn die Furchungszellen sich wieder gegen einander abflachen, füllt der körnige Dotter den Raum nach innen vom Grenzsaume aufs Neue vollständig aus, und der Anschluss zwischen diesen beiden Zellbestandtheilen wird längs der ganzen Eiperipherie wieder ein inniger. Ob in diesem Stadium sich Verbindungsfäserchen zwischen dem Grenzsaum und dem körnigen Dotter auch im Zellinterstitium finden, lässt sich nicht mit voller Sicherheit entscheiden, scheint aber kaum der Fall zu sein. Denn wenn die zweite Theilung beginnt und der gegenseitige Anschluss

der Zellen damit aufs Neue ein lockerer wird, kann man längs einer kurzen, der ersten Furche entsprechenden Strecke keine solche Verbindungsfäserchen beobachten. Der Grenzsaum bildet hier eine ganz freie, feinpunktirte Linie[1]).

In dem Maasse, in welchem die erste Furchungsspalte in ihrem peripheren Theil mehr klaffend wird, wird diese freie Strecke des Grenzsaumes in die Spalte (ob aktiv oder passiv, ist unsicher) eingebogen. Der eben beschriebene Verlauf wiederholt sich beim Auftreten der ersten Schnürfurche (Fig. 4), aber nur in der äusseren Eiperipherie. Ebenso wie bei Echinus miliaris eine Ectoplasmaschicht an den Furchungszellen auf den inneren, gegen die sich bildende Furchungshöhle gekehrten Flächen nicht vorhanden ist, löst sich hier der Grenzsaum nicht vom körnigen Dotter ab, sondern wird mit diesem bis zum Zwischenkörperchen eingeschnürt (Fig. 5) und später — vielleicht erst bei der Lostrennung des letzteren — durchgeschnürt.

Wenn das Dottermaterial sich durch fortgesetzte Furchungen in immer kleinere Zellen theilt, wird es immer schwieriger, den Furchungsverlauf Schritt für Schritt zu verfolgen. Durch das Studium späterer Furchungsstufen habe ich indessen die Ueberzeugung gewonnen, dass die nächstfolgenden Theilungen, wie zu erwarten war, in der Hauptsache eine Recapitulation des Verlaufes bei der hier oben beschriebenen zweiten sind.

Ehe ich die Besprechung der Furchung des Echinuseies beende, möchte ich in grösster Kürze einige in die Augen tretende Verschiedenheiten zwischen den von v. Erlanger ('98) und von mir gelieferten Bilder berühren.

v. Erlanger's Fig. 10 und meine Fig. 1 dürften einander so ziemlich entsprechen. v. Erlanger's Bild zeigt ein Ei sphärischer Form, in dessen Innere eine äquatorial gelegene linsenförmige Gruppe von Lücken hervortritt, die als einen Zwischenkörper gedeutet wird. v. Erlanger's Fig. 11 und 12 ent-

1) Der Umstand, dass auch hier eine Punktirung zu sehen ist, scheint mir gegen v. Erlanger's ('97) Ansicht, dass diese Fäserchen „weiter nichts als der Ausdruck der radial gestellten Alveolenwände der Alveolarschicht" seien und für meine Auffassung zu sprechen, dass der Grenzsaum eine wirkliche Netz- oder Gitterstruktur besitzt. (Cfr. Waldeyer '99 pag. 42; His '99 pag. 185.)

sprechen ungefähr meiner Fig. 3. Auch hier ist die Totalform des Eies sphärisch, und jede der einander breit anliegenden Blastomeren hat eine ziemlich genau halbsphärische Gestalt. In der Mitte ihrer Berührungsfläche sieht man ein Gebilde, das offenbar mit den von mir in Fig. 3 abgebildeten Zwischenkörperchen identisch ist. Von der Fig. 11 heisst es im Text u. A.: „Nun tritt auch die Zelltheilung ein, welche durch die Bildung der ersten Furche sich geltend macht (Fig. 11). In der früheren Spindelaxe im Mittelpunkt der Furchenebene ist der zusammengeschrumpfte Zwischenkörper mit einigen Resten der „Verbindungsfasern“ zu sehen.“ Und von Fig. 12 sagt er u. A.: „Man sieht noch einen schwachen Rest des Zwischenkörpers, jedoch nichts mehr von den Verbindungsfasern.“ Eine Vergleichung von Text und Bildern lässt es mehr als wahrscheinlich erscheinen, dass die Fig. 11 und 12 mit einander vertauscht worden sind. Aber hierauf kommt es für mich nicht besonders an. Was dagegen frappirt, ist der grosse alveoläre „Zwischenkörper“, welchen v. Erlanger abbildet und zu welchem meine Präparate kein Gegenstück geben. Erst den „geschrumpften Zwischenkörper“ v. Erlanger's finde ich in meinen Bildern wieder.

Es leuchtet mir ein, dass diese Verschiedenheiten in der Struktur mit den Verschiedenheiten in der Zellenform zusammenhängen. Jeder, der die Eifurchung am lebenden Materiale studirt hat, weiss, dass die sphärischen Formen, welche v. Erlanger, so viel ich finde, ohne jede Reservation, in Fig. 10—12 reproducirt, den natürlichen Verhältnissen nicht entsprechen, sondern Reagenzprodukte sind. Schon in einem früheren Aufsatze ('96 pag. 18) habe ich auf die vorher von Fol in Betreff der Pikrinsäure gemachte Erfahrung hingewiesen, dass nicht alle Fixirungsflüssigkeiten die Formverhältnisse der Zellen gehörig beibehalten: „Sowohl Flemming's wie Perényi's Flüssigkeiten scheinen die Furchungskugeln gegen einander festzudrücken, so dass sie mit abgeplatteten Seiten dicht aneinander anliegen, auch wenn sie im Leben rundliche Form gehabt hatten und durch ziemlich weite und tiefe Spalten von einander getrennt waren. Wenn die Protoplasmazerschnürung nicht ganz vollzogen ist, wird die Einschnürung durch die genannten Flüssigkeiten mehr oder weniger rückgängig gemacht.“ Diese Umgestaltungen scheinen nicht nur durch die genannten, sondern durch alle mehr säurehaltigen

Flüssigkeiten hervorgerufen zu werden. Wahrscheinlich beruhen sie auf einer durch die Säure bewirkten Protoplasmaquellung[1]).

Das von v. Erlanger in Anwendung gebrachte Fixirungsmittel finde ich nirgends angegeben. Nach dem, was ich über die Wirkung von Flemming's und ähnlichen Osmiumgemischen selbst kenne und was von v. Erlanger darüber (pag. 5) angeführt wird, glaube ich aus den Bildern schliessen zu können, dass wahrscheinlich ein solches Gemisch gebraucht worden ist. Jedenfalls dürfte der in Fig. 10 sichtbare grobmaschig-alveoläre äquatoriale „Zwischenkörper" ein Kunstprodukt sein, wahrscheinlich dadurch hervorgerufen, dass eine vorhandene Einschnürung durch Reagenzeinwirkung rückgängig gemacht worden ist, und dadurch Zerrungen und Dehnungen in dem eingeschnürten Theil entstanden sind.

Den „Mechanismus der Mitose" nach solchen verunstalteten Eibildern zu beurtheilen, kann ja aber nicht am Platze sein.

b) Eier von Amphidetus cordatus.

Wie im Vorstehenden schon hervorgehoben worden ist, vermisst man im Amphidetusei eine körnchenfreie Ectoplasmaschicht. Am fixirten Object sieht man demnach den Grenzsaum den körnigen Dotter dicht umschliessen. Eine alveolenähnliche oberflächliche Schicht, wie bei Echinus, ist nicht zu finden.

Die Einschnürung des Zellkörpers tritt hier im Verhältniss zur Kerntheilung im Allgemeinen (nicht immer) noch etwas später als im Echinusei ein — also auf der Stufe, wo das Zusammenschmelzen der bläschenförmigen Chromosomen („Karyomeren" Fol) zum einheitlichen Kern stattfindet oder schon mehr oder weniger

---

1) Ich kann nicht umhin, in diesem Zusammenhange darauf hinzuweisen, dass alle ähnlichen Fixirungsmittel auch für das Studium von intercellularen Verbindungen unbrauchbar sind, da die Zellen bei ihrer Quellung fest gegeneinander gepresst werden. Hierin dürfte die Erklärung zu dem Verhältniss liegen, dass trotz der Menge vorhandener Studien über Eifurchung früher nichts über solche Verbindungen beobachtet wurde.

Es wäre gewiss im Interesse der Erweiterung unserer Kenntnisse über die Verbindungen zwischen den Blastomeren, wenn man bei zukünftigen Untersuchungen über die Eifurchung etwas mehr mit (am besten etwas hyperisotonischen) Sublimatlösungen arbeitete.

abgeschlossen ist. In der Tiefe der Schnürfurche tritt dabei (Fig. 6) auf einer kürzeren Strecke eine geringe Lockerung des Grenzsaumes von der Unterlage ein, so dass derselbe einen etwas seichteren Winkel als der übrige Dotter bildet. Nur in vereinzelten Fällen glaube ich auf dieser oder einer späteren Stufe den Grenzsaum durch ganz feine, schon wegen ihrer Kürze wenig deutliche Radiärfäserchen mit der Unterlage verbunden gesehen zu haben.

Jedenfalls handelt es sich im Allgemeinen sowohl in diesem, wie in den folgenden Stadien um so delicate Verhältnisse, dass, auch wenn es bei der Fixirung gelungen ist, eine passende Retraction zu bewirken, so dass der Grenzsaum, ohne zerrissen zu sein, frei absteht, eine scharfe Färbung, eine gut abgepasste Beleuchtung und gute Immersionsapochromate erforderlich sind, um das Bild mit voller Deutlichkeit hervortreten zu lassen. In einzelnen Fällen kommt man freilich auch mit schwächeren optischen Ressourcen zum Ziel.

Bei fortschreitender Einschnürung bleibt der Grenzsaum immer mehr zurück, so dass seine Entfernung vom körnigen Dotter — ganz wie im Echinusei — immer mehr vergrössert wird (Fig. 7). Sein Anschluss an den körnigen Dotter ist indessen hier viel inniger als bei Echinus; man sieht ihn hier auf den Schnitten nur auf einer ganz kurzen Strecke als eine freie nach innen konvexe Querlinie die Schnürfurche überbrücken.

Diese Verschiedenheiten gegenüber den Befunden bei Echinus finden sich auch auf den folgenden Stufen. Uebrigens zeigt der Prozess hier denselben Verlauf wie dort. Fig. 8 zeigt also das Zwischenkörperchen der ersten Furchung ausgebildet. Fig. 9 zeigt den oberflächlichen Zusammenhang zwischen den Blastomeren, wenn sie in der Theilungspause einander breit anliegen. Das Vorhandensein des intercellularen Grenzsaumes im Bereiche der ersten Furche vor dem Beginn der Einschnürung bei der zweiten Theilung geht aus den Fig. 10 und 11 hervor. Wenn diese Einschnürung beginnt, findet man die in Fig. 12, und wenn sie ihrem Ende nahe ist, die in Fig. 13 dargestellten Verhältnisse. In der Tiefe aller vier Furchenwinkel treten hier die Grenzsäume ganz symmetrisch hervor.

Von den folgenden Stadien habe ich nur mehr vereinzelte Bilder studirt, bin aber dadurch zu der Ueberzeugung gelangt,

dass sich auch hier die folgenden Theilungen nach dem Schema der zweiten vollziehen.

Das Schicksal des Zwischenkörperchens scheint hier dasselbe zu sein, wie bei Echinus. So scheint auch hier das erstgebildete Körperchen sich bis in die zweite Theilungsphase, wenn auch nur als ein freiliegendes Körnchen, zu erhalten.

Es entsteht nun zunächst die Frage, inwiefern die am fixirten Oejekte zu beobachtenden Verhältnisse dem im Leben existirenden entsprechen. Dass sie dies, was die Lage und Ausdehnung des Grenzsaumes anbetrifft, bei Echinus recht genau thun, lässt sich durch directe Beobachtung bestätigen. Bei dem Amphidetusei, wo die Umstände zur Anwendung einer Fixirungsflüssigkeit von mehr schrumpfender Natur nöthigen, kann es fraglicher erscheinen. Zwar habe ich zuweilen am lebenden Amphidetusei in solchen Stadien, die den Fig. 7—8 und 10—13 entsprechen, tief in den Ecken der Furchungswinkel eine blasse homogene Querlinie wahrgenommen; es ist aber nicht ganz auszuschliessen, dass dieses im optischen Durchschnitte hervortretende Bild nur auf einer optischen Täuschung beruht.

Was ich an solchen Eiern nach der Fixirung gesehen habe, wo die Retraction unbedeutend ist und die Intercellularspalten demnach ziemlich eng sind, lässt es mir wahrscheinlich erscheinen, dass der freie Theil des Grenzsaumes beim Amphidetusei weit schmäler (d. h. in der Entfernung von der einen Zelle zur anderen kürzer) ist, als das fixirte Ei an die Hand giebt, und er während der Retraction durch Dehnung oder künstliche Abhebung im Allgemeinen verbreitert wird. Als von einem ähnlichen Abheben herrührend deute ich z. B. den in Fig. 12, besonders den unteren Theil derselben, hervortretenden, auf einer längeren Strecke freien, winklig geknickten intercellularen Randsaum.

Endlich möchte ich in diesem Zusammenhange darauf hinweisen, dass beim Absterben des Eies offenbar die Verbindung zwischen den Furchungszellen gelöst wird. Es ist übrigens möglich, dass diese Lösung als der Effekt einer schon eingetretenen postmortalen Mazeration aufzufassen ist. Die Eihaut schliesst in solchen Fällen ein Häufchen kugelförmiger Zellen ein, die schon durch ihre lockere Anlagerung ihre gegenseitige Unabhängigkeit bekunden und dadurch von den lebenden Eiern meistens

recht gut abstechen. Am frischen Objekte lässt sich das fehlende Entwicklungsvermögen solcher Eier unschwer feststellen; am fixirten Materiale, insbesondere an Schnittpräparaten, können diese Eier manchmal Schwierigkeiten bereiten, um so mehr, als die deutlichen Intercellularspalten und die schön kugeligen Zellen beim ersten Anblicke ein günstiges Objekt zu versprechen scheinen.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass die erste Theilungsfurche der betreffenden Eier nur in ihrem äusserer, mehr unbeständigen Theil durch Einbuchtung von aussen entsteht; ihr mehr centraler Theil wird durch eine wirkliche intraprotoplasmatische Spaltbildung bewirkt. Diese Furchungsspalte ist die erste Anlage der Furchungshöhle.

Am Ende der ersten Furchung bestehen zwei primäre Verbindungen zwischen den Blastomeren: eine centrale mehr punktförmige, die durch das Zwischenkörperchen bewirkt wird, und eine periphere, ringförmige, welche der Grenzsaum vermittelt. Von diesen Verbindungen löst sich die erstgenannte meistens schon vor der nächsten Theilung, während die ringförmige bestehen bleibt.

Bei der zweiten und den folgenden Theilungen wiederholt sich der Verlauf, nur bildet die lineare Verbindung zwischen jedem Paar von Tochterzellen nach der zweiten Theilung einen Halbkreis und wird bei den folgenden immer kürzer. Die Furchungshöhle dehnt sich bei jeder neuen Theilung immer mehr aus und wird immer komplicirter geformt, behält aber ihren intraprotoplasmatischen Charakter, indem der ursprüngliche Grenzsaum des ungefurchten Eies bei der Furchung immer respektirt wird.

Es ist wohl zu erwarten, dass sich der Furchungsverlauf bei allen Eiern, wo ein durch den Grenzsaum bewirkter Zusammenhang zwischen den Blastomeren besteht, in grundsätzlich ähnlicher Weise wie in den untersuchten Echinodermeneiern vollzieht. Ohne weitere Untersuchungen lässt sich dies aber nicht versichern, um so weniger als die hier untersuchten Eier von einander ziemlich nahestehender Species herrühren.

Bei erneutem Durchsuchen meines früheren Materiales, speciell von Aeolis, wo die Bilder sonst am übersichtlichsten und distinktesten sind, habe ich bei der Spärlichkeit geeigneter Einschnürungsphasen keinen bestimmten Aufschluss erhalten können.

Nur dürfte man aus solchen Bildern, wie dem in Fig. 14 wiedergegebenen schliessen können, dass die Ablösung des Grenzsaumes relativ später im Einschnürungsakte als bei Echinus und Amphidetus erfolgen dürfte.

Nach dieser Feststellung der primären Natur der von mir beschriebenen Blastomerenverbindung innerhalb der ziemlich engen Grenzen, welche das mir zugängliche Material mir aufgesteckt hat, erübrigt mir noch, die Frage von dem Vorkommen sekundärer Verbindungen in Kürze zu erörtern.

Diese Frage ist, wie oben angegeben worden, eigentlich erst durch die Beobachtungen von G. F. und E. A. Andrews geweckt worden. Diese Forscher haben sie grösstentheils an lebenden Eiern studirt; ich habe oben das Resultat ihrer Untersuchungen kurz berührt. Die Schwierigkeit, die fraglichen feinen Protoplasmafortsätze naturgetreu zu fixiren, wird besonders von G. F. Andrews hervorgehoben. Indessen hat sie Bilder auch von fixirten Eiern gewonnen. Sie hat auch eine geeignete Methode (mit Osmiumdämpfen) herausprobirt (G. F. Andrews '97 b), wenngleich auch diese dem Zweck nur unvollständig entsprechen soll. Bilder, die wenigstens wahrscheinlich auf derartige sekundäre Verbindungen zu beziehen sind, hat ferner E. A. Andrews ('97 a) nicht nur in den oben angeführten Evertebrateneiern, sondern auch in fixirten Eiern von Amphioxus und gewissen Amphibien gefunden.

Im lebenden Ei habe ich unzweideutige solcher Bilder nicht gesehen, wenn auch Andeutungen von Strängen, die die Furchungshöhle durchkreuzten, bisweilen zu beobachten waren. Ich habe auch bei lebenden Objekten nicht die hohen Vergrösserungen in Anwendung gebracht, die angeblich für das sichere Erkennen nöthig sind.

In meinen Schnittpräparaten bin ich indessen Bildern begegnet, die sich als Artefacte nicht recht wohl ausrangiren lassen. Dieselben stimmen mit den von den amerikanischen Forschern beschriebenen meistens recht gut überein.

Es handelt sich hier einestheils um feinere fadenförmige Verbindungen, welche bald die gegenüberliegenden Flächen zwei benachbarter Furchungszellen mit einander verbinden, bald als längere Stränge die Furchungshöhle durchkreuzen. Ich habe

einige Bilder der letztbeschriebenen Art in Fig. 13 wiedergegeben. Anderseits findet man auch zwischen zwei einander anliegenden Zellflächen umfangreichere und breitere Verschmelzungen. In den meisten Fällen ist es schwer, ja in manchen sogar unmöglich zu entscheiden, ob es sich nur um eine Anlagerung oder um einen wirklichen Zusammenhang handelt. Hie und da findet man indessen Eier mit solchen durch die Retraktion aus einander gerückten Zellen, wo auf dünnen Durchschnitten die Kontinuität der inneren Plasmastruktur von der einen Zelle zur anderen so augenfällig ist, und wo die oftmals etwas dunkler gefärbten Randkontouren sich so deutlich von Zelle zu Zelle verfolgen lassen, dass jeder Zweifel schwindet. (Vergl. Fig. 10 und 11.) Ist dazu, was der Fall sein kann, bei der Retraktion der Zellen die Verbindung bestehen geblieben, während der nächstliegende Theil der Zelloberfläche eingerissen ist, so wird das Bild um so auffälliger. Einen solchen Fall sucht Fig. 12 wiederzugeben. Dass diese breiten Verbindungen durch eine Anhäufung von fadenförmigen Verbindungen entstehen, halte ich für wahrscheinlich. Ab und zu findet man nämlich als Uebergangsformen zu deutende Bilder, wo ganze Gruppen von blassen Fasern, die etwas locker anliegenden Zellenflächen mit einander verbinden, während die beiden Grenzsäume ziemlich parallel und ganz unabhängig von einander verlaufen.

Oftmals kommen sie — besonders im Amphidetusei — an symmetrischen Stellen vor. Ein derartiges Verhältniss zeigen die Fig. 10 und 11 für das Zweizellenstadium. Durch Verfolgung von ähnlichen Bildern an Serienschnitten, bezw. durch Camerazeichnungen von Serien, habe ich mich überzeugt, dass die fraglichen Verbindungen wirklich circumscript und nicht ringförmig sind. Manchmal treten übrigens ähnliche Verbindungen auch in ganz asymmetrischer Anordnung auf.

Alle diese sekundären Verbindungen kommen recht unregelmässig vor. Im Ei von Echinus miliaris sind sie im Ganzen recht spärlich, jedoch mit grossen individuellen Variationen, vorhanden. Ausnahmsweise trifft man Weibchen an, von deren Eiern die allermeisten solche Verbindungen mehr oder weniger ausgeprägt zeigen.

Weit häufiger sind die sekundären Verbindungen in den Eiern von Amphidetus. Hier bildet ihr Vorkommen eher die Regel,

als Ausnahmen. Sie verursachen beim Nachweise der primären Verbindungen, indem sie das Auseinanderweichen der Furchungszellen erschweren, oftmals recht grosse Schwierigkeiten. Das Amphidetusei kann demnach für solche Untersuchnngen kaum als ein besonders günstiges Objekt bezeichnet werden.

Am Aeolisei habe ich Anzeichen solcher Verbindungen auch zwischen den Richtungskörperchen und den Furchungszellen angetroffen. Die Richtungskörperchen scheinen, nach dem fixirten Objekte zu urtheilen, dieselbe rege, fadenziehende Thätigkeit zu entfalten, wie von den genannten amerikanischen Forschern bei anderen Eiobjekten beschrieben worden ist.

Upsala, Oktober 1899.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX.

Sämmtliche Figuren sind unter Anwendung der Abbé'schen Zeichenapparate, Zeiss' Apochromate 2 mm, Apert. 1,30, Hom. Imm. und Comp.-Oculare 6 bei der Tubuslänge von 160 mm entworfen worden. Sie entsprechen ca. 850facher Vergrösserung.

bfr. = Befruchtungsmembran.
gz. = Grenzsaum.
zk. = Zwischenkörperchen.

Fig. 1—5. Nach Eiern von Echinus miliaris.
Fig. 6—13. Nach Eiern von Amphidetus cordatus.
Fig. 14—15. Nach Eiern von Aeolis papillosa.

Literatur-Verzeichniss.

Andrews, E. A. '97a. Spinning Powers of certain Eggs. The american Naturalist, March 1th 1897.
Derselbe '97b. Hammar's Ectoplasmic Layer. Ibidem Dec. 1897.
Derselbe '98a. Filose Activity in Metazoan Eggs. Zoölogical Bulletin, July 1898. Vol. II, No. 1.
Derselbe '98b. Activities of the Polar Bodies of Cerebratulus. Archiv f. Entwicklungsmech. 1898. Bd. 6.
Derselbe '98c. Some Ectosarcal Phenomena in the Eggs of Hydra. Johns Hopkins Univ. Circ. 1898. Vol. 18, No. 137.
Andrews, G. F. '97a. Some spinning Activities of Protoplasm in Starfish and Echinus Eggs. Journ. of Morphol. 1897. Vol. 12, No. 2.

Dieselbe '97b. On a method found useful in preservation of protoplasmic spinnings. Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie 1897 Bd. 14.

Bambeke, Ch. v. '97. A propos de la délimitation cellulaire. Bull. de la soc. belge de Microscopie T. 23 1897.

Barfurth, D. '96. Zelllücken und Zellbrücken im Uterusepithel nach der Geburt. Verhandl. d. Anat. Ges. auf der 10ten Versamml. in Berlin. Jena 1896.

Erlanger, R. v. '97. Ueber die Morphologie der Zelle und den Mechanismus der Zelltheilung. Zoolog. Centralblatt 1898, Jg. 4, No. 20/21.

Derselbe '98. Zur Kenntniss der Zell- und Kerntheilung II. Biologisches Centralblatt 1898. Bd. 18, No. 1.

Flemming, W. '97. Morphologie der Zelle. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. VI, 1896. Wiesbaden 1897.

Fol, H. '77—'79. Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogenie. Mém. de la soc. de Phys. et d'hist. nat. Genève 1877—79.

Hammar, J. A. '96. Ueber einen primären Zusammenhang zwischen den Furchungszellen des Seeigeleies. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.

Derselbe '97. Ueber eine allgemein vorkommende primäre Protoplasmaverbindung zwischen den Blastomeren. Ibidem Bd. 49. 1897.

Herbst, C. '93. Ueber die künstliche Hervorrufung von Dottermembranen an unbefruchteten Seeigeleiern. Biol. Centralblatt Bd. 13, No. 1. 1893.

His, W. '97. Ueber den Keimhof oder Periblast der Selachier. Eine histogenetische Studie I. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth. 1897.

Derselbe '98. Ueber Zellen- und Cyncytienbildung. Studien am Salmonidenkeim. Abhandl. d. math.-phys. Classe d. k. sächs. Ges. d. Wiss. 1898. Bd. 24, No. 5.

Derselbe '99. Protoplasmastudien am Salmonidenkeim. Ibidem 1899. Bd. 25. No. 3.

Hoffman, R. W. '98. Ueber Zellplatten und Zellplattenrudimente. Ztschr. f. wissensch. Zoologie 1898 Bd. 63.

Klaatsch, H. '98. Die Intercellularstructuren an der Keimblase des Amphioxus. Sitzungsber. d. k. Preuss. Akad. d. Wissensch. No. 51. 8. Dec. 1898.

Schultze, Fr. E. '96. Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. Verh. d. anat. Gesellsch. auf d. 10ten Versamml. in Berlin. Jena 1896.

Selenka, E. '78. Zoologische Studien I. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.

Derselbe '83. Studien zur Entwicklungsgesch. d. Thiere. H. 2. Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.

Waldeyer, W. '99. Diskussion zur Rede des Vorsitzenden. Verhandl. der anat. Ges. auf d. 13ten Versamml. in Tübingen. Jena 1899.

Wilson, E. B. '97. The Cell in development and inheritance. Columbia University biological series IV. New York and London 1897.

Ueber Victor von Ebner's Zweifel an der Existenz normaler Poren zwischen den Lungenalveolen.

Von
Professor **D. Hansemann.**

In dem soeben erschienenen 3. Band der Kölliker'schen Gewebelehre äussert sich v. Ebner auf Seite 302 über die Poren normaler Lungenalveolen wie folgt: „Nach Hansemann würden massenhafte feine Verbindungen zwischen den benachbarten Alveolen existiren, welche ihm dadurch sichtbar wurden, dass die mit dickem Leim injicirten Alveolen[1]) beim Schrumpfen des Leimes in Alkohol Verbindungsfäden erkennen liessen. Da aber auch in anderen Hohlräumen, z. B. Blutgefässen, Leim in Alkohol leicht zackig schrumpft, so dass feine Fäden da und dort an den Wänden haften, ist diese Methode nicht einwandfrei und wird man vorläufig eine regelmässig vorkommende Kommunikation der Alveolen so lange in Zweifel ziehen müssen, bis sie durch andere Methoden bestätigt ist." — „Ich habe an mit Silberlösung gefüllten, sowie an mit Alkohol injicirten Lungen, von welchen letzteren die Schnitte stark mit Eosin gefärbt waren, vergeblich nach regelmässigen Lücken gesucht, wenn mir auch da und dort Bilder vorkamen, welche eine sichere Entscheidung, ob es sich um zufällige Risse oder um präformirte Poren handle, schwer zuliessen."

Es ist klar, dass eine solche Aeusserung aus so autoritativem Munde unter so günstiger Flagge sehr geeignet ist, die Alveolenporen zu discreditiren, und ich darf um so weniger dazu schweigen, als die pathologische Anatomie bereits auf der Basis der Kenntniss dieser Poren weiter gearbeitet hat, wie das die Veröffentlichungen von Ribbert (Pathologische Histologie) und Sudsuki (Virch. Archiv Bd. 157) zeigen. Ausserdem wird meine eigene Untersuchungsfähigkeit schwer dadurch getroffen, dass

1) Nicht die Alveolen lassen die Verbindungsfäden erkennen, sondern die Injectionsmasse, was wohl durch diesen etwas ungewöhnlichen Sprachgebrauch ausgedrückt sein soll.

von Ebner mir den Vorwurf macht, ich habe an der Wand sich anheftende Leimfäden mit durch die Wand hindurchziehenden verwechselt, während ich wörtlich sage (Sitzungsber. der Kgl. preuss. Akademie der Wiss. 7. Nov. 1895): „Ueberall läuft dieselbe (sc. die Injectionsmasse) in dünne Fäden aus, die durch die Alveolenwandungen treten und mit der Masse der benachbarten Alveolen in Verbindung stehen." v. Ebner hat offenbar meine Methode garnicht nachgeprüft, denn er spricht nur von Silberlösung und Alkohol. Wenn er das gethan hätte, so würde er sich leicht haben überzeugen können, dass es sich nicht um ein einfaches Anhängen von Leimfäden handelt, sondern um ein wirkliches Hindurchtreten von einem Alveolus in den anderen. Es giebt aber in Wirklichkeit noch andere Beweise für die Existenz der Alveolenporen.

Zunächst möchte ich noch einmal auf die geschichtliche Entwicklung der Frage eingehen. Die Poren wurden, nachdem sie früher schon meist unabsichtlich abgebildet und falsch gedeutet waren (vergl. die Arbeit von Sudsuki), von Kohn an pathologischen Objekten entdeckt. Sowohl bei fibrinöser Pneumonie, als auch bei Carnifikation der Lunge kann man sich aufs Leichteste überzeugen, dass die Fibrinfäden resp. das Bindegewebe durch die Alveolenwandungen hindurchwachsen. Dass also gelegentlich Poren vorkommen, unterlag schon vor 1895 keinem Zweifel. Es handelte sich damals für mich nur um die Frage: sind sie normal, oder entstehen sie erst unter pathologischen Bedingungen. Auf Grund meiner Injectionsmethode musste ich mich für das normale Vorkommen entscheiden, und die Abbildungen, die meiner Arbeit beigegeben sind, besonders die Figur 2, lassen über die Berechtigung zu dieser Anschauung keinen Zweifel aufkommen. Auch haben sich Alle, die meine Präparate gesehen haben, ohne grosse Mühe von der Richtigkeit meiner Angabe überzeugt.

Erstaunt bin ich aber, dass von Ebner die Poren an Flächenbildern der Alveolenwandungen nicht gesehen hat. Wenn man eine Lunge mit Alkohol injicirt oder auch ohne eine solche Manipulation in ziemlich dicke Schnitte zerlegt, so sieht man die Poren aufs deutlichste und zwar in jeder Alveolenwand, nicht als „zufällige Risse", sondern als schöne runde oder leicht ovale Löcher. Sie sind so leicht zu demonstriren, dass ich sie in

der medicinischen Gesellschaft (Sitzung vom 26. April 1899) einem grösseren Kreise von Aerzten ohne Weiteres zur Anschauung bringen konnte. Gesehen wurden sie ja auch in der That früher schon häufig genug, aber im Wesentlichen nicht beachtet. Durch die Möglichkeit, sie auch in nicht injicirtem Zustande wahrzunehmen, kann ich heute sagen, dass sie nicht nur bei Ratten, Meerschweinchen und Kaninchen vorkommen, wie ich früher angab, sondern auch beim Menschen, beim Orang-Utang, beim Chimpanse, beim Mantelpavian, beim Hunde und bei der Maus, so dass man nicht zweifeln wird, dass es sich hier um eine im Thierreich sehr verbreitete Einrichtung handelt.

Auch in einer anderen Beziehung hat sich meine Kenntniss von den Alveolenporen erweitert. An günstigen Objekten kann man zeigen, dass, wie ich es schon früher vermuthete, die Epithelien durch die Poren hindurch mit einander in Verbindung stehen. Zuweilen sind es nur Protoplasmafortsätze, die den scharfen Rand der Poren bekleiden. Zuweilen aber liegt auch der Kern einer Epithelzelle auf der Kante des Randes. Die Poren sind in normalen Lungen nicht grösser als eine Epithelzelle, meist kleiner. Ihre Grösse variirt etwas mit der Blähung des Alveolus. In injicirten Präparaten sind sie daher grösser. Noch grösser werden sie beim Volumen pulmonis auctum und ganz besonders beim Emphysem, wie ich schon (l. c.) kurz angab und wie später Ribbert und Sudsuki weiter ausführten. Die elastischen Fasern haben zu den Poren keine constante Beziehung, ebensowenig die Blutgefässe.

Der normale Befund der Poren ist mir selbst zunächst auffallend genug gewesen, so dass ich die Frage, ob es sich nicht um Kunstprodukte handeln könnte, selbst in Erwägung gezogen hatte, bevor Herr Waldeyer die Liebenswürdigkeit hatte, die Arbeit der Akademie vorzulegen. Die Frage eines etwaigen Kunstproduktes habe ich von allen Seiten ventilirt, habe aber keinen Anhaltspunkt dafür gefunden. Eine Verwechslung mit Adhäsionsfäden des Leims hätte v. Ebner nicht bei mir voraussetzen sollen.

Ich denke, v. Ebner wird nicht umhin können, das von mir eingeschlagene Verfahren, in der Weise, wie ich es angegeben habe, nachzuprüfen; ich zweifle nicht, dass er sich dann gleich-

falls von dem reichlichen Vorkommen echter Alveolarporen überzeugen wird.

Nachtrag: Während die vorstehenden Zeilen noch im Druck waren, wurde mir am 30. November 1899 die Arbeit von Aigner (Sitzungsber. der K. Akad. d. Wiss. in Wien Bd. 108, Abth. III, Juli 1899) zugesandt, die mir bis dahin nicht bekannt war. Der Autor behauptet darin, dass zwar die von mir geschilderten Bilder zutreffend seien, dass sie aber so zu deuten seien, dass die Gelatine-Fäden nicht durch die Alveolenwandungen hindurchgingen, sondern über die Ränder der Alveolensepten hinweggehen. Dem muss ich widersprechen. Man sieht an den Präparaten aufs Deutlichste bei vielen Fäden, dass sie thatsächsächlich durch die Wandungen gehen und zwar durch deutlich sichtbare Kanäle, wie sie auch schon Kohn und Hauser geschildert haben bei der fibrinösen Pneumonie und der Carnification der Lunge. Wenn Aigner, ebenso wie v. Ebner, sich an Flächenpräparaten der Alveolenwandungen von der Existenz der Poren nicht überzeugen konnte, so stehen dem unsere positiven Präparate gegenüber, an denen die Poren sich leicht demonstriren lassen. Es ist also nicht zutreffend, wenn Aigner Seite 9 sagt, dass ich auf das Vorhandensein der Poren „lediglich auf Grund von Leiminjectionspräparaten" geschlossen hätte. Wenn man, wie Aigner, sehr dicken Leim gebraucht, oder so härtet, dass sich die Leimmasse von den Wandungen nicht retrahirt, so sieht man die Fäden nicht, weil sie nur so kurz sind, wie die Dicke der Alveolenwandung beträgt. Die Poren sind aber dann doch vorhanden; sie sind nur sehr viel schwerer sichtbar und können leicht der Beobachtung entgehen.

(Aus dem anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.)

Beitrag zum Studium der Entwickelung des knorpeligen Primordialcraniums des Menschen.

Von

Dr. **Giuseppe Levi** aus Florenz.

Hierzu Tafel XX.

Unsere Kenntnisse über die Entwickelung des Chondrocraniums bei den Säugethieren, und besonders über seine ersten Stadien sind lange nicht so vollkommen und genau, wie die, welche wir über die niederen Wirbelthiere besitzen.

Auch in der Arbeit Parker's über den Schweinschädel, welche die vollkommenste ist, wurden einzelne Stadien beschrieben, aber es fehlt eine Darlegung aller Entwickelungsstufen in einer ununterbrochenen Reihe, wie sie bei Anuren Stöhr und Gaupp uns gegeben haben.

In der Besprechung der literarischen Angaben werde ich, da ich nicht ein vergleichend-embryologisches, sondern nur ein embryologisches, nämlich auf den Menschenschädel beschränktes Studium unternehmen will, nur die Literatur über das Chondrocranium der Säugethiere, insofern es eine grössere Aehnlichkeit mit dem Gegenstande meiner Untersuchungen darbietet, berücksichtigen. — Besonders eingehend werde ich die Untersuchungen Froriep's über die Entwickelung der Occipitalregion des Rindes, weil sie die Frage von einem neuen Standpunkte betrachten, besprechen.

Endlich werde ich die wichtigsten Arbeiten über das Chondrocranium des Menschen zusammenfassen.

Entwickelung des Säugethierschädels.

Nach Kölliker ist beim Kaninchen die Knorpelmasse des Chondrocraniums — über die Uebergangsstufen zwischen hautigem und knorpeligem Schädel giebt er keine Angaben — ein zusammenhängendes Ganze, so dass sich keine Grenzen entsprechend der späteren Trennung der Knochen finden.

Nach Parker dagegen sind in den ersten von ihm bei Schweinsembryonen untersuchten Stadien die Schädelanlagen noch nicht knorpelig; sie sind in einem gallertartigen, mit Zellen durchsetzten Gewebe eingebettet, und deren Differenzirung beruht auf einem gradweisen Unterschiede, indem derjenige Theil des Bindegewebes, welcher zu Hyalinknorpel werden soll, fester, kernreicher und mit Carmin stärker färbbar erscheint.

Für die von Parker und anderen beschriebenen ersten Anlagen (Parachordalia, Trabeculae cranii), ist in Folge dessen die Benennung „knorpelig", die man oft für sie in der Literatur trifft, nicht richtig, weil das Gewebe, wie Parker selbst betont, grössere Aehnlichkeiten mit dem embryonalen Bindegewebe als mit dem hyalinen Knorpel darbietet. — Aber die Frage über die histologische Structur der Gewebe, welche die Uebergangstufen zwischen Bindegewebe und Knorpel darstellen, werde ich nachher eingehender besprechen.

Ueber den zeitlichen Verlauf der Verknorpelung der Blastemanlagen, sind die Meinungen getheilt; nach Kölliker geht dieselbe sehr rasch vor sich, „wie aus einem Gusse"; eine Annahme, die von Decker und v. Noorden bestätigt wurde.

Nach Winza und Jacoby dagegen erfolgt der Process allmählich.

Nach Decker bleibt an einem gewissen Zeitpunkte — vor dem Erscheinen der Knochenkerne — die Form des Chondrocraniums stationär, und von da an wächst dasselbe in allen Dimensionen gleichmässig.

Die am ersten in der Mehrzahl der Säugethiere vorkommenden, aus derartigem Blastem oder Vorknorpel bestehenden Anlagen, sind die Parachordalia, die Trabeculae cranii und die Ohrkapseln.

In welcher Reihenfolge jeder dieser Bestandtheile bei den Säugethieren vorkommt, finden wir in wenig bestimmter Weise in der Literatur festgestellt, weil die Frage von allen Beobachtern nur flüchtig erörtert wurde; nach den älteren Untersuchungen Rathke's würden die Parachordalia und Trabeculae gleichzeitig auftreten; jedenfalls sind die Ohrkapseln spätere Bildungen.

Bei den Amphibien haben die Trabeculae nach Parker und Stöhr ihre definitiven Beziehungen erlangt, lange bevor die Parachordalia aufgetreten sind; bei den Teleostiern dagegen treten die Parachordalia vorher auf.

Die gegenseitigen Grössenverhältnisse der beiden Bestandtheile unterliegen bei den verschiedenen Säugethieren grossen Schwankungen; noch grössere Schwankungen herrschen unter den anderen Wirbelthierklassen.

Die Parachordalia sind bei den Säugethieren zwei paarige getrennte Platten, welche unterhalb des Niveaus der Chorda zu beiden Seiten derselben liegen, eine kurze Strecke hinter ihrer Spitze endigen, und ohne deutlicher Grenze in die Wirbelsäule übergehen.

Die Ohrkapseln, welche nach aussen von den Parachordalia liegen, stellen höckerige Körper mit einer ziemlich glatten inneren und einer

lappigen äusseren Fläche dar; sie sind nach hinten am breitesten. — Ihre Wand beginnt in diesem Stadium zu verknorpeln. — Ueber ihre Entwickelung sind überall die Andeutungen sehr kurz und flüchtig; besonders dunkel bleibt es, ob sie selbständige Skeletstücke oder bloss Verknorpelungsstücke im hautigen Primordialcranium darstellen.

Vor den Parachordalia, getrennt von ihnen und viel tiefer als dieselben gelegen, unterhalb der Riechsäcke und der ersten Gehirnblase, treten zwei knorpelige Stäbe, die Trabeculae, hervor; sie sind gekrümmt und verwachsen sehr früh nach vorne. — Sie nehmen hinter der Hypophyse ihren Ursprung. — Das vordere Ende jeder Trabecula ist als Cornu traberculae nach aussen und unten umgebogen und bildet zu beiden Seiten des Gaumens in der Mundhöhle, hinter den Riechgruben eine Hervorragung; zwischen diesen beiden vorspringenden Hörnern entsteht früh ein medianer, nach hinten gerichteter Fortsatz, der Praenasalfortsatz. — Im weiteren Verlaufe der Entwickelung verschmelzen die Trabeculae in ihrer ganzen Ausdehnung, ausser in der Umgebung der Hypophyse, welche sie eng umschliessen.

Ebenfalls gehen auch die Parachordalia einer Verschmelzung entgegen, und dadurch entsteht der Occipitalknorpel; in demselben ist bei einigen Säugethieren — nach Winza bei Igelembryonen — auch in späteren Stadien der paarige Ursprung durch eine mittlere Bindegewebsschicht gekennzeichnet. — Bei Sehweinsembryonen von 33 mm haben sich die Trabeculae und Occipitalknorpel untereinander verschmolzen, so dass eine continuirliche knorpelige Schädelbasis entsteht. Gleichzeitig beginnt auch die Verschmelzung der Gehörkapseln mit den laterelen Theilen des Occipitalknorpels.

Die vereinigten Extremitäten der Trabeculae bilden eine quergestellte Platte, die Processi clinoidei posteriores. — An ihren Seitentheilen entspringen die mächtigen Orbitosphenoides, welche die Nervi optici umwachsen und die kurzen und dicken Alisphenoides.

Die Seitenwandungen der Nasenhöhle entstehen durch Auswachsen von der medialen ethmoidalen Platte. — Die Verknorpelung beginnt beim Schweinsembryo erst, wenn dieser eine Länge von 1 Zoll erreicht hat, also in einer Periode, in der alle Bestandtheile deutlich angelegt sind.

Ich halte es für überflüssig, die weitere Ausbildung des Chondrocraniums des Schweines, die Parker sehr ausführlich beschreibt, hier anzugeben; diese weiteren Stadien bieten bei den verschiedenen Thieren ziemlich grosse Abweichungen dar und können mit den entsprechenden des Chondrocraniums des Menschen schwer verglichen werden.

Der allgemeine Schluss, welchen alle Beobachter vom Studium der Entwickelung des Säugethierschädels zogen, war, dass eine gewisse Gleichartigkeit bei den verschiedenen Säugethierordnungen besteht, dass aber die Ausdehnung des Knorpelschädels und besonders des Schädeldaches mit dem Fortschreiten der

Stammesentwicklung sich reducire; die höchste Reduction würde nach Kölliker beim Menschen stattfinden.

Decker, welcher im wesentlichen dieser Annahme beistimmt, meint jedoch, dass die Kurve der Reduction manchmal Erhebungen zeige.

Entwickelung der Occipitalregion.

Die Arbeiten Froriep's betreffen die allerersten Stadien der Entwickelung und nehmen eine ganz besondere Stellung zu einer sehr wichtigen, von vielen Forschern erörterten Frage — die Frage der Wirbeltheorie des Schädels, ein. — Es ist allgemein bekannt, dass vor den Arbeiten Stöhr's und Froriep's alle Embryologen in der Behauptung, dass die Entwickelung des Kopfes keine Stütze zur Theorie der Metamerie desselben bringen konnte, einig waren; und diese Stellung hatten auch Kölliker, Parker und Decker genommen.

Stöhr in seinen Arbeiten über Entwickelung des Amphibienschädels, unterscheidet in demselben drei Wirbelanlagen: die erste ist von der Occipitalregion dargestellt und bietet grosse Aehnlichkeit mit einem Rumpfwirbel; in der zweiten — der mesotische Abschnitt — ist diese Aehnlichkeit schon weniger ausgeprägt, und in der vordersten, welche von den Balkenplatten dargestellt wird, kaum erkennbar. — Daraus zieht Stöhr den Schluss, dass die den hinteren Schädelgrund constituirenden Abschnitte eine um so grössere Aehnlichkeit mit Wirbeln besitzen, je weiter caudalwärts sie gelegen sind.

Die metamerische Auffassung des Schädels, welche Froriep vertritt, ist gründlich verschieden von der Stöhr's; nach ihm eignet sich nur die Occipitalregion und kein anderer Schädelabschnitt einem Vergleiche mit der Wirbelsäule; und dieselbe stellt nicht einen einzigen Wirbel, wie Stöhr meint, dar, sondern mehrere, welche einer Verschmelzung entgegengetreten sind.

Er hat die alte Gegenbauer'sche Wirbeltheorie des Schädels im wesentlichen modificirt, indem er annimmt, dass nicht der ganze chordale Abschnitt des Schädels, sondern bloss der hinter dem Vagus gelegene, dem zukünftigen Occipitale entsprechende, den vertebralen Theil desselben darstelle.

Er machte zum Gegenstande seines Studiums die Wirbelsäule und die Occipitalregion beim Rinde — in einer anderen,

vorher publicirten Arbeit hatte er dieselben Vorgänge beim Huhne beschrieben.

Froriep fasst die Occipitalregion des Rindes als aus der Einschmelzung von vier Wirbeläquivalenten hervorgegangen, auf; von diesen entwickelt sich nur der caudalwärts letzte zu einem selbständigen Wirbel — Occipitalwirbel — und ist von dem übrigen Abschnitte, in dem die Gliederung nur spurweise angedeutet ist, im ganzen Verlaufe der Entwickelung zu unterscheiden. — Im primitiven Zustande stimmt die Anlage des Occipitalwirbels mit denen der Halswirbeln überein; wie in den letzten, ist ein primitiver Wirbelbogen axial an der Chordascheide befestigt. — In einem späteren, von Froriep als Uebergangsperiode bezeichneten Stadium löst sich der primitive Bogen von der Chordascheide ab, und dabei schwindet der perichordale Theil desselben; es bleibt nur eine hypochordale Schliessung, welche weniger mächtig als die der Halswirbel ist und später schwindet.

Caudalwärts von dem Wirbelbogen, welcher eine Zeit lang bindegewebig bleibt, bildet sich der Körper des Occipitalwirbels, welcher sehr rasch verknorpelt und mit dem im Körperbezirke des scheinbar angegliederten Abschnittes entstehenden Knorpelgewebe zusammenfliesst; die Grenze zwischen den beiden wird durch eine vom bindegewebigen Bogen ausgefüllte Einziehung des Knorpels gekennzeichnet.

Die Entstehungsweise des Körpers des Occipitalwirbels unterscheidet sich von der eines Cervicalwirbels dadurch, dass der erste aus einer unpaarigen Anlage, der zweite dagegen aus einer paarigen seinen Ursprung nimmt.

Sehr wichtig für die Froriep'sche Auffassung dieser Gegend ist das Verhalten des Hypoglossus; dieser Nerv ist durch Verschmelzung von mehreren, wahrscheinlich vier Nerven, welche den echten Spinalnerven sehr ähnlich sind, entstanden; die vorderen zwei Wurzein verschmelzen beim Rinde sehr früh, so dass während der Entwickelung der Occipitalanlage nur drei motorische Wurzeln dieselbe durchsetzen. — Diese Wurzeln bestimmen die Grenze zwischen den einzelnen Wirbelanlagen; das ist natürlich bei dem Occipitalwirbel deutlicher, dessen Bogenhälften durch die caudale XII. Wurzel cranial abgegrenzt werden.

Von dem Bogengewebe des ungegliederten Abschnittes, welches nicht so dicht beschaffen wie der Bogen des Occipitalwirbels

ist, stammt der Theil her, welcher den Winkel zwischen dem Bogen des Occipitalwirbels und seiner Körpermasse ausfüllt und die Hypoglossuscanäle abschliesst.

Später werden sämmtliche Bogenmassen des gegliederten und ungegliederten Abschnittes zu den Seitentheilen des Occipitalskelets.

Der Körperknorpel des Occipitalwirbels ist sehr klein, auch im Vergleiche mit der Körpermasse des ungegliederten Abschnittes. — Die letzte ist im caudalen Theile sehr mächtig, verjüngt sich vorne keilförmig; ebenso die Bogenmassen des ungegliederten Abschnittes verjüngen sich nach vorne und endigen am Vagus-Accessorius-Gebiete mit scharfem Rande.

Die ganze Occipitalanlage setzt sich nach vorne in eine dünne Bindegewebsplatte, welche den cranialen Theil der Schädelbasis bildet, fort. — Wenn auch der Wirbelbogen des Occipitalwirbels verknorpelt, lässt er sich nur durch die jüngere Beschaffenheit des Knorpels von dem Körper unterscheiden; am letzten verknorpelt auch die Bogenmasse des ungegliederten Abschnittes. — Der Körper des Occipitalwirbels verbreitet sich in seinem Wachsthum stark nach hinten, so dass er über die Bogenhälften des 1. Cervicalwirbels zu liegen kommt.

Auch Chiarugi beobachtete bei Kaninchenembryonen von 6,5 mm, dass der caudalste Abschnitt des Occipitale eine gesonderte Bildung darstellt, und dass diese Sonderung viel prägnanter an den Seitentheilen als in der Mittellinie, in der Nähe der Chorda ist; er deutet diese Bildung als die Anlage des Occipitalwirbels.

Entwickelung des Chondrocraniums des Menschen.

Kölliker betonte die Reduction des menschlichen Primordialcraniums gegenüber dem der Säuger; er constatirte, dass keine Decke zur Ausbildung gelangt, und dass Seitenwände nur theilweise angedeutet sind.

Dursy beschreibt, dass ein continuirlicher Uebergang von dem Knorpel des Sphenoides bis zum Nasenknorpel besteht.

Die Arbeit Spöndli's wurde hauptsächlich zu dem Zwecke ausgeführt, die Wirbeltheorie des Schädels zu widerlegen und hat wenig neues geschaffen.

Die von Hannover untersuchten knorpeligen Schädel wurden durch Maceration freigelegt und untersucht.

In dem Schädel eines 2monatlichen Embryos waren die kleinen Flügel des Sphenoides mächtig ausgebildet, ebenso das Ethmoid; in

dem Schläfenbein waren die Foramina auditiva interna sichtbar; es gab auch eine Squama occipitis, welche das Foramen occipitale nach hinten schliesst.

Andere, viel weiter ausgebildete Schädel mit zahlreichen Knochenkernen werden von Hannover beschrieben; dieselben haben für unsere Zwecke kein Interesse.

Hannover fasst den Schädel als von zwei Wirbeln gebildet auf; die vordere wäre praechordal, die hintere, von ihm als Doppelwirbel bezeichnete, wäre chordal, und dessen Körper würde vom chordalhaltigen Pars basilaris occipitalis gebildet.

Froriep in seiner Arbeit über die Chorda des Menschen giebt beiläufig einige Andeutungen über die Knorpelstücke der Basis, welche in den von ihm untersuchten Embryonen vorhanden sind; da die von ihm beobachtete Thatsache, obwohl sie flüchtig behandelt ist, mir interessant scheint, werde ich sie hier erwähnen.

In dem jüngsten seiner Embryonen, der 1,75 cm lang war, war der Sphenooccipitalknorpel, genau dorsalwärts von der Gegend, wo das Ligamentum occipito-pharyngeum sich inserirt, 1,9 cm hinter dem Hypophysengange, von einer Lücke, welche vom Bindegewebe des Perichondriums ausgefüllt wird, unterbrochen. — Bei älteren Embryonen war diese Lücke verschwunden.

Die einzigen Forscher, welche mit der Born'schen Methode, die das Studium der complicirten Verhältnisse des Primordialcraniums erheblich erleichtert, — auch Gaupp hat dieselben für den Froschschädel mit Erfolg benutzt — ihre Untersuchungen in diesem Gebiete ausgeführt haben, sind v. Noorden und Jacoby.

v. Noorden beschreibt den Schädel von einem 17 mm, von einem zweiten 18,5 mm, von einem dritten 23 mm langen Embryo; aber leider ist seine Darlegung sehr unvollkommen; im 17 mm langen Embryo, in welchem alle skeletogene Anlagen noch nicht verknorpelt waren, beschränkt er sich, nur den thatsächlich vorhandenen Knorpel zu beschreiben; und über die Reihenfolge der Verknorpelung giebt er keine Angaben.

Sphenoidalkörper und Occipitalkörper werden von v. Noorden als ein gemeinsamer, würfelförmiger Körper, an welchem zwei grosse ovale Knorpelmassen, die Gehörbläschenknorpel, hängen, beschrieben; an den letzten hängen die Anlagen der Seitentheile des Occipitale in Form zwei kleiner Schaufel.

Die Anlagen der kleinen Flügel werden als zwei halbmondförmige Sicheln beschrieben; die des Ethmoides als ein zwischen den kleinen Flügeln vorspringender Stachel; die des Nasengerüstes als aus einer Mittelwand und aus einem seitlichen Bogen bestehend.

Die Axe des mächtigen Gehörknorpels bildet mit der Mittellinie einen halben rechten Winkel; in seinen Embryonen, wie in denen vom 3. Monate fehlte der Canalis Falloppia. — Die Bogengänge sind von soliden Massen Knorpels getrennt.

Jacoby giebt eine sehr genaue Beschreibung eines Modelles, welches durch Reconstruction des Chondrocraniums eines 30 mm Sch. St. langen Embryos im anatomisch-biologischen Institut ausgeführt wurde.

In dem war in der Gegend der späteren Squama occipitis eine weite Oeffnung zu sehen; nur an der Gegend, in der später sich die Grenze zwischen Parietale und Occipitale befindet, bildet ein knorpeliger Rand die dorsale Wandung.

Alle knorpeligen Anlagen stehen mit einander ohne Lücken in Zusammenhang.

Ich werde hier nicht alle Einzelheiten der Beschreibung Jacoby's wiederholen; ich werde mich beschränken, bloss die, nach meiner Ansicht wichtigsten, Ergebnisse zu erwähnen.

Bemerkenswerth ist die grosse Entwickelung der orbitalen Flügeln des Sphenoides in Bezug auf die temporalen; ein Verhalten, welches das entgegengesetzte als beim Erwachsenen ist. — Die Alae temporales sind an einer Brücke, welche Sphenoides mit Temporale verbindet, befestigt.

An der Regio occipitalis, welche weder gegen die Regio sphenoidalis noch gegen die Halswirbelsäule eine Grenze zeigt, ist die Unterscheidung zwischen einer Pars basilaris und zwei Portiones laterales besonders durch histologische Verschiedenheit berechtigt, weil die Pars basilaris aus jüngerem Knorpel als die Portiones laterales besteht; eine Unterscheidung durch Formenverhältnisse zwischen den beiden ist dagegen unmöglich.

Der Clivus Blumenbachii zeigt nicht die gleiche Art der Steigung wie der knöcherne Clivus; hier ist die Steigung im caudalen Abschnitte sehr sanft, cranialwärts wird sie plötzlich steiler.

Jacoby kommt zu folgenden allgemeinen Schlussfolgerungen: der Satz Kölliker's, dass das Primordialcranium sehr rasch „wie aus einem Gusse" entsteht, lässt sich für den Menschen nicht bestätigen, weil zwischen den jüngeren Stadien v. Noorden's und dem des Verfassers die Differenzen ziemlich erheblich sind; und sogar in dem von ihm untersuchten Embryo sind vorknorpelige Anlagen zu sehen. — Das Primordialcranium stellt kein continuirliches Ganzes dar, weil er an vielen Stellen histologische Grenzen unterscheiden konnte.

Hertwig in seinem Lehrbuche der Entwickelungsgeschichte beschreibt ein, ebenfalls in seinem Institute ausgeführtes, Modell des Primordialcraniums; dasselbe wurde durch Reconstruction eines Embryos von 8 cm Sch. St. L. ausgeführt und weist eine vollkommnere Ausbildung als der Befund Jacoby's auf.

Die Squama occipitalis ist nach hinten geschlossen und umschliesst das breite Foramen occipitale.

Die orbitalen Flügel sind mit der Lamina cribrosa des Ethmoides verschmolzen.

Im Clivus ist nicht mehr die eigenartige Steigung, auf die Ja-

coby hinweist, zu beobachten; der Clivus ist in seinem ganzen Verlaufe sehr steil. — Der Temporaltheil ist nur im Bereiche des Foramen lacerum posterius vom Sphenoides und Occipitale getrennt.

Aus den citirten literarischen Angaben ergiebt sich, dass in der Entwickelung des Primordialcraniums viele wichtige Punkte unerklärt bleiben.

Eine Frage, die für den Menschenschädel gar nicht durchgeprüft wurde, ist folgende: auf welche Art die Umwandlung des Bindegewebes, welches den häutigen Schädel zusammensetzt, in die vorknorpeligen Anlagen erfolgt; ferner ob die Differenzirung des Vorknorpels im Knorpel eine morphologische Veränderung der Anlagen mit sich bringt. — Kurz, über die Entwickelungsprocesse des Chondrocraniums des Menschen, bevor dasselbe seine vollkommene Ausbildung erreicht hat, wissen wir so gut wie gar nichts.

Ich habe mir vorgenommen, dieses Studium wenigstens theilweise zu unternehmen; wünschenswerth wäre es gewesen, die Sonderung der bindegewebigen Umhüllung des Gehirnes, des eigentlichen häutigen Primordialcraniums in die einzelnen Schichten, in die Gehirnhäute, in die Knorpelanlagen und in das Derma zu verfolgen; aber dafür waren die Embryonen, die ich zur Verfügung hatte, viel zu alt. — Zwischen den Embryonen, welche mir Geheimr. Hertwig überreichte, wählte ich die vier jüngsten; einen fünften Embryo, der noch jünger war, konnte ich leider wegen seines ungünstigen Conservirungszustandes nicht benützen; ich habe denselben nur manchmal zur Controlle einiger bei den anderen beobachteten Thatsachen gebraucht. — Sämmtliche Embryonen wurden auf einer Millimeterscala photographirt, so dass der grösste Durchmesser, vom Scheitel zum Steiss, parallel zur Medianebene leicht gemessen werden konnte.

Alle waren vorzüglich conservirt in Pikrinessigsublimat; einer von denselben wurde mir von Geheimr. Hertwig schon geschnitten und mit Carmin und Aurantia gefärbt, überreicht; die drei anderen wurden mit Boraxcarmin durchgefärbt, in Serien von Querschnitten zerlegt und die Serien mit Bismarckbraun und Bleu de Lyon nachgefärbt; das Bismarckbraun, welches schon von Stöhr als Reagens des Knorpels empfohlen wurde, ermöglicht eine äusserst scharfe Differenzirung der Grundsubstanz des Knorpels, auch wenn diese, wie in den ersten Stadien der Entwickelung, äusserst spärlich ist.

Um eine richtige Darstellung des Chondrocraniums zu gewinnen, war mir die einfache Beobachtung der Präparate nicht genügend, sondern erwies sich mir die Reconstruction aus jeder Serie erforderlich; dazu verwandte ich die Born'sche Methode.

Da ich aber die ersten Stadien der Entwickelung des Chondrocraniums untersuchen wollte — und dafür war die Erforschung nur des thatsächlich vorhandenen Knorpels, wie es meine Vorgänger in diesem Gebiete gethan hatten, ungenügend —, unternahm ich in meinen Modellen auch das Gewebe, welches ich als Vorstufe des Knorpels deutete, abzubilden; dazu zeichnete ich in den zum Aufbaue des Modelles angewandten Platten Knorpel und Vorknorpel mit verschiedenen Farben.

Bevor ich mich in die Beschreibung meiner Resultate einlasse, will ich feststellen, für welche Stufe der Differenzirung des Knorpels die Bezeichnung Vorknorpel passt; diese Aufgabe ist nicht leicht, weil der Uebergang des embryonalen Mesenchyms in fertigen Knorpel sehr allmählich erfolgt, und in keiner Stufe desselben ein ausgeprägter Charakter, welcher uns, sie mit einem besonderen Namen zu bezeichnen berechtigt, sich findet.

Stöhr unterscheidet in den Anurenlarven — und bei den höheren Wirbelthieren sind die Verhältnisse im Wesentlichen dieselben — zwei Stufen als Vorläufer des Knorpels.

In der ersten stehen die Kerne, welche von keinem Protoplasmasaume umgeben sind, ausserordentlich dicht aneinander, so dass sie sich fast berühren.

In der zweiten Stufe liegen die Kerne nicht mehr so zusammengedrängt; sie sind in einer continuirlichen Grundsubstanz, die einen bräunlichen Ton hat und sich mit Bismarckbraun färbt, eingebettet.

Das Fortschreiten der Differenzirung dieses Gewebes wird durch Bildung von Kapseln, welche die Kerne einschliessen, durch Zunahme der Grundsubstanz etc. charakterisirt; dieses Bild entspricht demjenigen des fertigen Knorpels.

Es liegt ausserhalb meiner Absichten, meine eigenen Beobachtungen über ein so gründlich durchgearbeitetes Thema, wie das der Histogenese des embryonalen Knorpels, zu berichten; nur mit dem Zwecke, die Beschreibung meiner Resultate zu erleichtern, werde ich kurz die Stufen der Knorpelentwickelung, welche ich beobachten konnte, auseinandersetzen.

Nach meiner Ansicht ist es nicht die erste Stufe Stöhr's die allererste in der Knorpeldifferenzirung; dieser geht eine andere, die ich die bindegewebige nenne, voraus; in ihr sind die Kerne nicht so dicht gedrängt wie in der ersten Stufe Stöhr's; ferner gehen sie allmählich in das lockere Mesenchym der Umgebung über; dieses Stadium, in dem das charakteristische Gepräge die wenige Schärfe der Contouren von den Zellgruppen ist, wurde auch von Froriep, Strasser und Anderen unterschieden und als bindegewebig bezeichnet.

Eine weitere Stufe, die ich als jungen Vorknorpel bezeichnen werde, wird von der ersten Stufe Stöhr's dargestellt; hier sind die Kerne sehr dicht zusammengedrängt, die Contouren der Kerngruppen sehr scharf; der Umfang der Anlage ist relativ kleiner als im vorigen Stadium und reducirt sich fortwährend mit dem Fortschreiten der Differenzirung; diese Thatsache ist sehr augenscheinlich, besonders in den schmalen Anlagen — Schuppen, Lamina perpendicularis des Ethmoides etc.

In einer 3. Stufe — die der 2. Stufe Stöhr's entspricht, und die ich älteren Vorknorpel benenne — liegen die Kerne nicht mehr so dichtgedrängt aneinander und werden durch dünne Scheidewände einer festeren Substanz, welche sich mit einigen Farbstoffen — z. B. Bismarckbraun — tief färbt, von einander getrennt.

Der Unterschied zwischen der Structur und der des fertigen Knorpels besteht darin, dass hier die die Kerne umhüllenden Kapseln einen Structurbestandtheil der Grundsubstanz darstellen und nicht wie Lücken derselben aussehen, wie im fertigen Knorpel. — Die Grundsubstanz sieht mit schwacher Vergrösserung gleichmässig gefärbt aus; nur mit stärkerer Vergrösserung kann man die Kapseln, deren Wände sich einander berühren und dem Ganzen das Aussehen eines Netzwerkes verleihen, wahrnehmen.

Alle 3 Stadien sind den Vorläufern des Knorpels anzureihen. — Nur das 4. soll als echter Knorpel betrachtet werden; in ihm sind die Kerne viel spärlicher, in dicken Kapseln eingeschlossen. — Die Grundsubstanz färbt sich mit Bismarckbraun tief und sieht in ungefärbten Präparaten glänzend aus.

Wenn eine Anlage die für den Knorpel charakteristische Structur erworben hat, bleibt sie nicht auf dieser Stufe stehen, sondern schreitet immer in ihrer Differenzirung fort; ihre Grund-

substanz wird immer tiefer färbbar, ihre Kapseln stärker, ihre Kerne spärlicher und ansehnlicher.

Die Verknorpelung findet in einer Anlage gewöhnlich allmählich statt, so dass in derselben alle Uebergangsstadien vom reifen Knorpel in den Vorknorpel zu sehen sind.

In den vorknorpeligen Anlagen besteht immer die äusserste Schicht aus kernreichem Bindegewebe; mit dem Fortschreiten der Verknorpelung wird sie immer dünner, schärfer conturirt und wandelt sich in das Perichondrium um.

Die Erforschung der Rolle, welche das Perichondrium an der Bildung des Knorpels spielt, liegt ausserhalb meiner Zwecke; ich werde nur erwähnen, dass in den knorpeligen Anlagen der Abschnitt, in dem die Wachsthumsvorgänge reger sind, ven einer dickeren Perichondriumschicht überzogen wird.

Ich will noch hervorheben, bevor ich diese histogenetischen Fragen beschliesse, dass nicht in allen Gebieten des Schädels der Verknorpelungsvorgang einen solchen allmählichen Verlauf hat; in der Occipitalregion, ebenso wie in der Wirbelsäule, bietet derselbe folgende Charaktere dar: in den ersten Stadien sind die vorknorpeligen Anlagen aus ausserordentlich dicht gedrängten Kernen zusammengesetzt und fehlt in ihnen jede Spur von Grundsubstanz; ihre Grenzen sind auch an den Stellen, wo sie in reifen Knorpel übergehen, sehr scharf; sie bleiben lange Zeit unverändert, und ihre Umwandlung in hyalinen Knorpel findet äusserst rasch, ohne eine so grosse Menge von Uebergangsstufen wie in dem gewöhnlichen Verknorpelungsvorgange, statt. — Kurz, in der Occipitalregion und in der Wirbelsäule werden die Vorläufer des Knorpels bloss von dem eben beschriebenen kernreichen Bindegewebe und von einer Stufe älteren Vorknorpels dargestellt; ferner scheint mir ziemlich interessant die Thatsache, dass hier zwischen Knorpel und Bindegewebe kein allmählicher Uebergang stattfindet, wie z. B. in der Gehöranlage, sondern dass die Grenze zwischen den beiden Geweben immer sehr scharf ist. — Auf diesen Unterschied in dem Verknorpelungsvorgange hatte beiläufig schon Froriep hingewiesen, als er bemerkte, dass in diesen Gegenden dieser Process ungemein rasch stattfindet.

In den Gehörkapseln weicht die Verknorpelung von der typischen ebenfalls ab, besonders darin, dass sie sehr langsam fortschreitet, so dass in demselben Embryo eine Menge Ueber-

gangsstufen zu finden sind. — Ferner ist die bindegewebige Anlage der Gehörkapseln etwas kernarmer als alle anderen; diese Spärlichkeit an Kernen bleibt auch im vorknorpeligen Stadium bestehen.

Für die Herstellung meiner Modelle blieb mir die Frage offen, ob ich alle vorknorpeligen Anlagen abbilden sollte: das wäre sicher wünschenswerth gewesen, aber eine Reconstruction der sich in den allerersten Stufen der Entwickelung befindenden Anlagen bot wegen der wenigen Schärfe ihrer Grenzen zu grosse Schwierigkeiten dar.

Ich habe also bloss die Anlagen, welche sich durch ihre scharfe Grenze vom lockeren Mesenchym der Umgebung hervorheben, reconstruirt. — Natürlich werde ich die Beschreibung der nicht reconstruirten Anlagen, wie aus den Präparaten sich ergiebt, nicht unterlassen.

Embryo A.

Der Embryo A wurde mir schon in Serien geschnitten und gefärbt vom Geheimr. Hertwig überreicht; deswegen kann ich leider seine Länge nicht angeben. — Doch durch den Vergleich mit dem älteren 14 mm langen und mit dem jüngeren 12 mm langen Embryon konnte ich feststellen, dass er ein Uebergangsstadium zwischen den beiden darstellt; daher wohl seine muthmaassliche grösste Länge 13 mm ist.

Die Serien, deren Schnitte die Stärke von 15 μ hatten, wurden mit Carmin und Aurantia gefärbt.

Die Reconstruction beschränkte sich bei dem Embryo auf das Occipitale und Sphenoide, weil nur diese Anlagen eine scharfe Contour hatten.

Occipitalregion (incl. 1. und 2. Halzwirbel).

Cranialwärts wird sie durch eine dünne, schmale Brücke, welche aus zellarmem Bindegewebe besteht, von der Sphenoidalregion getrennt (Fig. I—*g*). — Caudalwärts setzt sie sich, ohne dass im Modelle eine Grenze unterscheidbar sei, in die 1. Wirbelanlage; zwischen den beiden besteht aber eine sehr scharfe histologische Grenze, weil der Wirbelbogen des 1. Cervicalwirbels noch bindegewebig, der caudale Rand des Occipitale dagegen knorpelig ist.

Man kann die Occipitalregion in ein Mittelstück und in zwei Portiones laterales trennen; die Grenze zwischen den beiden wird durch die Hypoglossuswurzeln, welche in einem besonderen Canale eingeschlossen werden, bestimmt.

Das 0,8 mm lange Mittelstück kann wieder in zwei Abschnitte getrennt werden: ein cranialer, flacher, dreieckiger (Fig. I — *f*) und ein caudaler, welcher eine tiefe Rinne aufweist (Fig. I — *e*).

Der craniale Abschnitt ist sehr dünn, wird cranialwärts immer dünner und ist aus Vorknorpel zusammengesetzt; bemerkenswerth ist, dass der Vorknorpel älter ventralwärts als dorsalwärts ist. Derselbe wird dorsalwärts durch eine dichtere Kernanhäufung, in der die Chorda liegt, in zwei paarige Anlagen getrennt.

Der caudale Abschnitt des Mittelstückes ist ventralwärts in seiner Hauptmasse mit der Anlage des ersten Cervicalwirbels, deren Bogenhälften hinter dem caudalen Rande desselben hervorragen (Fig. I — *c*), verlöthet; er unterscheidet sich aber davon durch seine verschiedene histologische Structur. — Dorsalwärts ist in demselben eine tiefe Rinne zu sehen (Fig. I — *e*); die Wülste, welche die Rinne begrenzen, setzen sich in die Portiones laterales fort. — Viel lehrreicher für das Verständniss dieses Abschnittes sind die Ergebnisse über seine Structur, welche aus der Beobachtung der Präparate zu erzielen sind.

Wenn wir die Serie von der Epistropheusanlage cranialwärts verfolgen, können wir folgende Thatsachen feststellen: der Wirbelkörper des Epistropheus ist ein unpaariges Knorpelstück, welches in seiner Mitte die Chorda umschliesst, weiter cranialwärts tritt der bindegewebige Bogen dieses Wirbels hervor (Textfig. 1 — *d*). Noch cranialwärts von demselben sehen wir zwei kleine paarige, durch die Chorda getrennte Knorpelheerde, die Anlage des Wirbelkörpers des Atlas; weiter cranialwärts verlieren sie ihre Befestigung an der Chorda und liegen von derselben dorsal; ihr Durchmesser wird allmählich kleiner.

In diesem Stadium hat also die Verschmelzung des 1. und 2. Cervicalwirbelkörpers zu dem Epistropheuszahne noch nicht stattgefunden.

An einer Höhe, an der die paarigen Anlagen des ersten Wirbelkörpers verschwunden sind, tritt der Bogen dieses Wirbels auf (Textfig. 1 — *d*). — Seine Bogenhälften bestehen aus kernreichem Bindegewebe, die hypochordale Spange und das dorsale Mittel-

stück aus viel lockererem. — Die Chorda hat ihren Zusammenhang mit diesem Wirbelbogen verloren; sie liegt ventralwärts von ihm. Der erste Wirbelbogen liegt in dem Niveau der Occipitalanlage, caudalwärts von ihr (Textfig. 1). Das Mittelstück des Occipitale ist aus zwei paarigen, meistentheils vorknorpeligen kolbenförmigen Anlagen zusammengesetzt (Fig. I — *b*), welche in der Mittellinie durch Bindegewebe verbunden sind; weiter ventralwärts wird diese Bindegewebschicht immer schmäler, und in derselben tritt die Chorda auf; caudalwärts setzt sie sich in das Bindegewebe des ersten Cervicalwirbelbogens fort.

Die Kolben sind nicht in ihrer Gesammtmasse vorknorpelig; in ihrem caudalsten Abschnitte weisen sie zwei kleine knorpelige ovale Massen (Textfig. 1. — *b*), die Anlagen des Körpers des Occipitalwirbels auf.

Diese Kolben setzen sich cranialwärts in das junge Gewebe, welches die schon erwähnte unpaarige dünne, vor den Hypoglossuswurzeln gelegene Platte zusammensetzt, fort (Fig. I — *f*).

Die Wülste, welche an den Seiten der medialen Rinne liegen, haben in den Querschnitten das Aussehen von zwei getrennten Kolben, und entsprechend der Thatsache, dass die Rinne dorsalwärts immer breiter wird, nimmt der Abstand zwischen den Kolben immer zu, indem ihre Ausdehnung allmählich abnimmt.

Die kolbenartigen Wülste gehen lateralwärts und dorsalwärts in die Portiones laterales über (Textfig. 1).

Die innere Fläche der Portiones laterales grenzt den drei Hypoglossuswurzeln, welche in ihrem ganzen Verlaufe im lockeren Bindegewebe eingebettet sind (Textfig. 1 — *e*), an; durch die Verbindung der Portio lateralis mit dem Mittelstücke wird die Anlage des Hypoglossus-Canales gebildet; bemerkenswerth ist das Verhalten der Nervenwurzeln innerhalb des Canales; die beiden cranialen kleineren Wurzeln verschmelzen in eine einzige, so dass nur zwei, durch eine Scheidewand getrennte Wurzeln übrig bleiben. — Aus der äusseren Fläche der Portio lateralis entspringt eine ansehnliche Querleiste (Fig. I — *a*), deren craniale Fläche dem X. und XI. Nerven anliegt, deren caudale durch den 1. Spinalnerven vom Wirbelbogen des 1. Cervicalwirbels getrennt wird.

Diese Querleiste hebt sich in den Durchschnitten (Textfig. 1 — *a*) durch ihre bindegewebige Structur vom Vorknorpel des Mittelstückes ab; und wenn wir dieselbe mit der hervorspringenden

Bogenhälfte der 1. Cervicalwirbelanlage vergleichen, so sind wir betroffen durch die grosse Aehnlichkeit, welche sie untereinander darbieten.

Und wenn wir auch für diese Gegend die Froriep'sche Nomenclatur annehmen, so werden wir die beiden Kolben des Mittelstückes als die Körpermasse des gegliederten und ungegliederten Abschnittes, die lateralwärts und dorsalwärts liegende Querleiste, die Bogenhälfte des Occipitalwirbels, benennen.

Ich konnte in dieser Körpermasse die paarige Anlage des Körpers des Occipitalwirbels, durch ihre knorpelige Structur (Textfig. 1 — *b*), vom Körper des ungegliederten Abschnittes unterscheiden.

Von dem primitiven Wirbelbogen des Occipitalwirbels sind nur die lateralen Bogenhälften (Textfig. 1 — *a*) durch ihre bindegewebige Structur gut erkennbar; das mediale Stück des Bogens wurde durch den Körper des Wirbels ersetzt. — Als Bogenmasse des scheinbar ungegliederten Abschnittes betrachte ich den cranialwärts von dem Hypoglossuscanale kernreichen kleinen Abschnitt der Portio lateralis.

Als Grenze zwischen Occipitalwirbel und dem scheinbar ungegliederten Abschnitte kann also eine Linie, die durch den hinteren Rand des Hypoglossuscanales (Fig. I — *i*) geht, betrachtet werden; und diese Grenze ist nicht nur lateralwärts, sondern auch in der Mitte, durch Verschiedenheiten in der histologischen Structur, sehr deutlich bestimmt. — Das morphologische Aequivalent des Spinalnerven ist für den Occipitalwirbel die 3. Hypoglossuswurzel.

Die Anlage der Squama occipitalis ist schon in diesem Stadium an den Seitentheilen des Kopfes, hinter der Gehörkapsel, aber getrennt von derselben, am Niveau des Vagusganglions erkennbar, als ein breiter, nicht sehr kernreicher, bindegewebiger Streifen, welcher nach aussen in das lockere Bindegewebe der Umgebung allmählich übergeht, nach innen eine scharfe Grenze zeigt.

Sphenoidalregion

ist im vorliegenden Stadium sehr wenig entwickelt: eine dünne dreieckige horizontale Platte (Fig. I — *h*), welche die craniale Forsetzung der Occipitalregion darstellt und mit derselben durch eine schmale bindegewebige Brücke verbunden ist (Fig. I — *g*);

sie wird von den Gehörkapsel-Anlagen durch lockeres Bindegewebe getrennt.

Der craniale, stärkere Abschnitt des Sphenoides erreicht fast die caudale Fläche, der trichterförmigen, mit ihrem Ende an der Rachenhaut endenden Hypophyse. — Es sind schon die Anlagen der temporalen Flügel (Fig. I — *k*) als zwei ganz kurze Vorsprünge zu sehen.

Cranialwärts von der Hypophyse weist keine Kerngruppe auf die Anwesenheit einer Skeletanlage hin.

Die ganze Keilbeinanlage ist vorknorpelig, und ihr Vorknorpel zeigt sich caudal-cranialwärts immer weniger differenzirt; ihr cranialster Abschnitt ist sogar bindegewebig und weist keine scharfen Contouren auf.

Gehörkapsel.

Von der Squama der Gehörkapsel finden wir keine vorknorpelige Anlage; ihr Vorläufer tritt als ein schmaler bindegewebiger Streifen, welcher nach aussen undeutlich conturirt wird, nach innen schärfer, hervor.

Der dorsale Abschnitt des Gehörbläschens, welcher sich schon in die Bogengänge differenzirt hat, ist von jungem kernarmen Bindegewebe umgeben — mehr ventralwärts ist jener Abschnitt des Gehörbläschens, welches die Anlage des Vestibulums darstellt, von einer ovalen, schärfer contourirten Kerngruppe umgeben.

Am Niveau des ventralen Abschnittes des Gehörbläschens tritt dicht an ihrer cranialen Fläche, nur durch eine dünne Bindegewebschicht von derselben getrennt, in ihrer Hauptmasse im lockeren Bindegewebe der Umgebung liegend, das Ganglion acustici auf.

Chorda dorsalis.

Wenn wir von der ersten Wirbelanlage cranialwärts die Chorda verfolgen, so sehen wir, dass sie im Bindegewebe, welches die beiden paarigen Knorpelanlagen des ersten Wirbelkörpers trennt, liegt; von da aus geht sie in das Bindegewebe, welches die beiden Anlagen der Körpermasse von dem Occipitalwirbel und von dem scheinbar ungegliederten Abschnitte trennt; sie verläuft anfangs horizontal, nahe der dorsalen Oberfläche der Occipitalanlage, kommt aber weiter cranialwärts tiefer zu liegen, so dass sie nicht mehr im

Bindegewebe, sondern im Vorknorpel eingebettet ist; denn, wie wir schon erwähnten, verschmilzt die paarige Occipitalanlage ventralwärts in eine unpaarige, vorknorpelige Platte.

Genau vor der bindegewebigen Brücke, welche Occipital- mit Sphenoidalanlage verbindet, tritt die Chorda aus dem Occipitale heraus — der Abstand zwischen Eintritt- und Austrittstelle beträgt 0,85 mm. — Von dieser Stelle aus verläuft sie ausserhalb des Schädels, ventralwärts von der Keilbeinanlage, nicht weit entfernt von der Rachenhaut, 0,75 mm lang. — Dann tritt sie ins Bindegewebe, welches den cranialsten Abschnitt des Sphenoides darstellt, hinein, und findet in demselben in einer Entfernung von 0,25 mm von der caudalen Fläche der Hypophyse ihr Ende; sie verläuft innerhalb des Sphenoides 0,45 mm lang.

Betreffs der Structur der Chorda ist in diesem Embryo eine dicke Chordascheide zu erkennen; die Zellen haben ihre charakteristische säulenförmige Anordnung. — Die Chorda hat einen Durchmesser von 53 μ und lässt an keiner Stelle ihres Verlaufes Schrumpfungen erkennen. — In ihrer extracraniellen Strecke wird sie dünner — 35 bis 40 μ — und weist zahlreiche Anschwellungen auf.

Auch innerhalb des Bindegewebes des Sphenoides erhält sich ihr Durchmesser gegen 35 μ.

Embryo B — Grösste Länge 14 mm.

Das muthmaassliche Alter dieses Embryos ist, wenn wir seine Photographie mit den His'schen Tafeln vergleichen, etwa von 37—38 Tagen.

Im Modelle ist die Sphenoidalregion mit dem Occipitale durch eine schmale Brücke verbunden; das Occipitale setzt sich continuirlich, ohne sichtbarer Grenze in die Wirbelsäule fort.

Die Gehörkapseln sind von allen übrigen Anlagen getrennt; sie hängen nur durch einen schuppenförmigen Fortsatz nach hinten in geringer Ausdehnung mit der Squama des Occipitale zusammen.

Occipitalregion (incl. 1. und 2. Halswirbel).

Die craniale Grenze dieser Gegend wird durch die 0,3 mm breite Knorpelbrücke, welche sie mit der Keilbeingegend verbindet, dargestellt; und die Durchmusterung der Präparate lehrt uns, dass

diese Grenze gar nicht launisch ist, aber dass im Inneren dieser Brücke, eine vom Bindegewebe des Perichondriums ausgefüllte Lücke des Knorpelgewebes, besteht.

Die caudale Grenze wird durch den 1. Wirbel scharf histologisch bestimmt. — In dieser Gegend kann man — ebenso wie beim Embryo A und sogar deutlicher — ein unpaariges Mittelstück (Fig. II—*b*) und zwei paarige Portiones laterales (Fig. II—*e*), unterscheiden; und hier auch wird die Grenze unter den beiden durch die Hypoglossuswurzeln bestimmt.

Um Verwirrung zu vermeiden, werde ich bemerken, dass die Unterscheidung von mir, um die Beschreibung dieser complicirten Region zu vereinfachen, eingeführt wurde, aber gar nicht der des verknöchernden Schädels — in Portio basilaris und lateralis — entspricht. Das Mittelstück ist in seiner Form einem rechtwinkligen Dreiecke, dessen Hypothenuse an den 1. Cervicalwirbel grenzt, sehr ähnlich.

Das Dreieck kann durch eine Linie, welche cranialwärts von dem Canalis Hypoglossi geht, in einen cranialen und einen caudalen Abschnitt getheilt werden.

Die Beschreibung des ersten werde ich in wenigen Worten erledigen.

Er ist flach, fällt mit sanftem Hange nach unten ab, und besteht in seiner Gesammtmasse aus hyalinem Knorpel; das Knorpelgewebe wird aber dorsalwärts durch einen medialen, schmalen, wenig in die Tiefe ragenden kernreichen Bindegewebestreifen in zwei Anlagen getrennt; ventralwärts bleibt diese Trennung aus. — Seine Seiten, die im Modelle frei aussehen, grenzen an die in diesem Embryo noch bindegewebigen Schneckenkapsel. — Genaueres über die Verbindung, welche zwischen den beiden Anlagen stattfindet, werde ich bei der Beschreibung der Gehörkapsel sagen.

Der caudale Abschnitt des Occipitalmittelstückes ist leicht ausgebuchtet und setzt sich lateralwärts in die nach hinten und in die Höhe ragenden Portiones laterales fort; dadurch erhält dieser Abschnitt die Form eines Sattels.

Die zukünftigen Canales Hypoglossi werden durch zwei ovale Löcher (Fig. II—*i*), deren longitudinale Durchmesser 0,3 mm, deren transversale 0,15 mm beträgt, dargestellt. — Innerhalb derselben treffen wir die durch eine dünne vorknorpelige Scheide-

wand von einander getrennten, in lockerem Bindegewebe eingeschlossenen Querschnitte von 2 Hypoglossuswurzeln.

Die Structur dieses caudalen Abschnittes des Mittelstückes ist verschieden, jenachdem wir denselben dorsalwärts oder ventralwärts durchprüfen. — Die ventrale Fläche (Fig. III—*b*) ist in ihrer ganzen Ausdehnung knorpelig. — Die dorsale dagegen besteht aus zwei lateralen, kolbigen Knorpelmassen (Textfig. 2 — *b*), welche caudalwärts weit entfernt untereinander sind, cranialwärts sich nähern.

Zwischen diesen Knorpelmassen finden wir das mehrmals beschriebene kernreiche Bindegewebe, welches in dieser Gegend den direkten Vorläufer des Knorpels darstellt.

Damit man leichter einen Begriff der Structur dieser Region gewinnen kann, werde sich das, was sich aus der Verfolgung der Präparatenserie ergiebt, darlegen.

Direkt dorsalwärts von dem Niveau der Can. Hypoglossi sehen die beiden knorpeligen Anlagen des Occipitalmittelstückes als zwei ansehnliche getrennte, aber gegen die Mittellinie stark vorspringende, von einer Perichondriumschicht eingehüllte Kolben (Textfig. 2) aus; und dass die beiden Anlagen in horizontalen Schnitten getrennt erscheinen, können wir uns leicht erklären, wenn wir denken, dass das Mittelstück des Occipitale ausgebuchtet ist (Fig. II—*b*).

In den ventraleren Schnitten verbindet sich in der Mittellinie das craniale Ende der beiden Kolben; caudalwärts dagegen gehen sie auseinander. — Das kernreiche Bindegewebe, welches die beiden Anlagen trennt, in welchem die Chorda eingebettet ist, stellt eine Fortsetzung der 0,15 mm hohen, sich zwischen Occipitale und erstem Halswirbel befindenden Bindegewebeschicht — das zukünftige Ligamentum suspensorium dentis — dar.

Wenn wir auf den im Modelle abgebildeten (Fig. III — *l*) ersten Halswirbel einen Blick werfen, so merken wir sofort, dass er sich durch zahlreiche Merkmale schon in diesem Stadium von den anderen Halswirbeln unterscheidet; sein Bogen ist lange nicht so ausgebildet, wie der der übrigen, und in demselben ist schon der costale Fortsatz sehr deutlich, indem in den übrigen Wirbeln derselbe sehr schwach oder gar nicht entwickelt ist.

Der Abstand zwischen dem 1. und dem 2. Wirbelbogen (Fig. III — *m*) ist viel grösser als zwischen 2. und 3.; während

ferner 2. und 3. Wirbelbogen parallel sind, bilden 1. und 2. einen Winkel untereinander; und aus der Beobachtung des Modelles erhält man den Eindruck, dass die veränderte Lage des ersten Wirbelbogens durch die Nackenbeuge bewirkt wurde; derselbe ist mit dem Occipitale ebenso wie mit dem zweiten Wirbel verbunden, aber wahrscheinlich ist der Zusammenhang mit dem Occipitale viel fester, so dass, wenn die Nackenbeuge auftritt, das Occipitale den Atlasbogen nach sich zieht. — Aber eine Deutung dieser Verhältnisse gewinnen wir nur durch Uebersicht der Präparate.

Der Wirbelbogen des Atlas ist in seiner Hauptmasse bindegewebig; nur seine Enden sind verknorpelt (Textfig. 2—*d*); caudalwärts von demselben finden wir die paarige Anlage eines knorpeligen Atlaskörpers, welcher mit dem unpaarigen, mächtigeren Epistropheuskörper verschmolzen ist; die beiden Anlagen sind nur durch das Verhalten der Chorda unterscheidbar; denn während der Körper des 1. Wirbels dorsal von der Chorda liegt, schliesst der des 2. die Chorda in seiner Mitte ein. — Im Niveau der Basis des Epistropheuszahnes, welcher die Form eines Gesimses hat, springen die schon in Verknorpelung begriffenen lateralen Bogenhälften des Epistropheusbogens erheblich hervor.

Die flügelartigen Portiones laterales (Fig. III—*d*) springen caudalwärts und dorsalwärts von den Rändern des sattelförmigen, caudalen Abschnittes des Mittelstückes hervor; sie werden allmählich schmäler und gehen in die schräg aufsteigenden breiten Schuppen über (Fig. III—*c*); die Uebergangsstelle dieser beiden Bestandtheile wird durch eine starke Convexität angedeutet (Fig. II).

Wenn wir eine Portio lateralis von aussen beobachten, so treffen wir an ihrer äusseren und ventralen Fläche eine von innen nicht sichtbare ansehnliche viereckige Querleiste (Fig. II u. III—*a*), welche so weit nach aussen hervorspringt, dass ihre äussere Kante in derselben verticalen Linie als die äussere Fläche der Occipitalschuppe sich befindet.

Wir können in dieser Leiste, da sie einen cranial-caudalwärts abgeflachten parallelogrammförmigen Kamm darstellt, 2 Flächen und 4 Kanten unterscheiden. — Die craniale und caudale Fläche, ebenso wie die äussere und ventrale Kante, sind im lockeren Bindegewebe der Umgebung eingebettet; die cau-

dale Fläche weist einen ganz kleinen Vorsprung auf; die craniale Fläche grenzt an die Vena jugularis; weiter cranialwärts von derselben treffen wir den X. und XI. Nerven.

Die innere Kante setzt sich, allmählich verbreitert, in die knorpelige äussere und ventrale Fläche der Portio lateralis fort; die dorsale Kante geht direkt in die Squama über; die Verbindung der Leiste mit der Schuppe geschieht durch eine starke Knickung (Fig. II). — Wenn man die Portio lateralis von vorne betrachtet, erhält man den Eindruck, dass die innere Fläche der Schuppe nur eine Fortsetzung der cranialen Fläche der Querleiste darstellt.

Die Portio lateralis sieht in Querschnitten als ein nach innen hervorspringender knorpeliger, von einer Schicht Perichondriums umhüllter, ovaler, kleiner Kolben aus, welcher einen nach aussen ragenden queren bindegewebigen Stiel hat (Textfig. 3). — Der Stiel (Textfig. 3—*a*) ist, ebenso wie die übrigen bindegewebigen Anlagen dieser Gegend, scharf contourirt, und unterscheidet sich durch scharfe Grenzen von dem knorpeligen Kolben (Textfig. 3—*b*). — Dieser Stiel entspricht natürlich dem Querschnitte der ausführlich beschriebenen Querleiste; und bemerkenswerth ist, dass während im Modelle keine Grenze zwischen der Querleiste und der übrigen Portio lateralis besteht, histologisch die beiden Bestandtheile sehr scharf abgegrenzt sind.

An der inneren Fläche der Portio lateralis treffen wir die 3 Hypoglossuswurzeln (Textfig. 3—*e*); die cranialste Wurzel ist verschwindend klein, die 2. stärker, die 3. noch viel stärker; hier werden wir noch einmal erwähnen, dass innerhalb des Canalis hypoglossi die beiden cranialen, kleineren Wurzeln zu einer einzigen, welche ebenso stark wie die caudale ist, verschmelzen.

Im Grossen und Ganzen treffen wir hier dieselben Bestandtheile als im Embryo A.

Die beiden Kolben, welche wir als die Körpermasse des gegliederten und ungegliederten Abschnittes deuteten, sind auch im vorliegenden Embryo zu treffen; nur sind die beiden Abschnitte in eine einzige Knorpelmasse verschmolzen (Textfig. 2—*b*). Durch Wachsthum der beiden Kolben hat sich die Rinne, welche im Embryo A zwischen denselben bestand, ausgeglichen; einen Hinweis auf diese Rinne finden wir in der Bindegewebeschicht, welche die beiden knorpeligen Kolben trennt.

Als Vertreter der lateralen Bogenhälfte des Occipitalwirbels halte ich die ansehnliche, schon ausführlich beschriebene Querleiste (Fig. II u. III—*a*); bemerkenswerth ist, dass dieselbe, bei einer so weit fortgeschrittenen Differenzirung dieser Gegend, sich noch bindegewebig erhalten hat.

Die Bogenmasse des angegliederten Abschnittes ist verknorpelt und mit der Körpermasse verschmolzen; nur die jüngere Beschaffenheit des Knorpels, lateralwärts von dem Canalis Hypoglossi, weist auf die Existenz dieses Bestandtheiles hin.

Die Schuppe (Fig. III—*c*) ist aus Vorknorpel zusammengesetzt, und deren Vorknorpel weist allmählich ältere Beschaffenheit von oben nach unten auf.

Dicht an der äusseren Seite der Schuppe treffen wir einen kernweichen bindegewebigen Streifen, dessen Deutung mir zweifelhaft geblieben ist.

Sphenoidalregion.

Die caudale Grenze dieser Gegend wird durch die Brücke, welche sie mit dem Mittelstücke des Occipitale verbindet, bestimmt (Fig. II—*d*).

Crainalwärts endet sie frei, weil die unscharf begrenzte, bindegewebige Anlage des Ethmoides im Modelle nicht abgebildet wurde.

Lateralwärts ist diese Gegend ebenfalls frei.

In der Sphenoidalregion werde ich 3 Abschnitte unterscheiden: Einen caudalen, welcher sich von der Verbindungsbrücke mit dem Occipitale bis zur Sella turcica erstreckt (Fig. II—*f*); einen medialen, die Sella (Fig. II—*g*); und einen ganz kurzen cranialen (Fig. II—*h*), aus welchem die orbitalen Flügel entspringen und zu dem Sulcus chiasmatis wird.

Der caudale Abschnitt, welcher zur Bildung des Clivus Blumenbachii beiträgt, ist flach und steigt sehr mässig auf; er hat die Form einer Keule mit schmaler Ursprungsstelle und abgerundetem breiten cranialen Ende. Letzteres ist ventralwärts mit dem Boden der Sella innig verschmolzen; dorsalwärts, da der Boden der Sella einen stumpfen Winkel mit dem in Rede stehenden Abschnitte bildet, ragt das Ende als ein kleiner, abgerundeter Kamm hervor, welcher die Anlage der Sattellehne darstellt.

Einige Worte über die Structur dieses Abschnittes des

Sphenoides: caudalwärts, an der schmäleren Stelle, besteht derselbe aus reifem hyalinen Knorpel, welcher cranialwärts allmählich kernreicher wird und weniger differenzirt aussieht, so dass die Anlage der Sattellehne aus jungem Vorknorpel besteht.

Ferner habe ich beobachtet, dass die Verknorpelung in diesem Abschnitte dorsalwärts weiter fortgeschritten als ventralwärts ist.

Der Boden der Sella turca (Fig. II—*g*) ist ein wenig ausgebuchtet und sehr dünn (0,3 mm stark); cranialwärts von der Sella, an der Grenze mit dem Sulcus chiasmatis, weist das Corpus sphenoidis eine breite Lücke auf.

Der Boden der Sella ist dorsal ebenso wie ventral aus altem Vorknorpel zusammengesetzt; nur im caudalsten Abschnitte finden sich dorsalwärts zwei kleine Knorpelheerde, welche in der Mitte durch kernreiches Bindegewebe getrennt werden.

Cranialwärts von der Sella, anstatt kernreiches Bindegewebes, treffen wir in der Mittellinie lockeres, welches einen 15 μ starken kernreichen Strang umgiebt; dieses Bindegewebe entspricht im Modelle der Lücke *i* (Fig. II).

Der kernreiche Strang, welcher sich dorsalwärts in das trichterförmige untere Ende der Hypophyse fortsetzt, ventralwärts in der Rachenhaut endet, ist das Ueberbleibsel des Hypophysencanales.

Die Hypophyse liegt, im lockeren Bindegewebe der Umgebung eingebettet, direkt oberhalb des Bodens der Sella; sie ist stark abgeplattet und hat einen transversalen Durchmesser von 0,8 mm, einen cranio-caudalen von 0,07.

Der kleine cranialwärts von der Hypophyse gelegene Abschnitt des Sphenoides, der zukünftige Sulcus chiasmatis, ist ein flaches, starkes, vorknorpeliges Stück (Fig. II—*h*).

Cranialwärts von dem Sphenoid finden wir unscharf begrenzte Zellhaufen, welche die Anlage des Ethmoides darstellen; in derselben kann man schon, obschon noch recht undeutlich, die Form der zukünftigen knorpeligen Geruchkapseln erkennen.

Die temporalen Flügel (Fig. II—*t*) des Sphenoides haben eine vollkommen quere Lage; sie springen durch einen schmalen Stiel hervor; dadurch und durch einen ventralwärts und caudalwärts ragenden Vorsprung ist ihre Form sehr unregelmässig. — Ventralwärts von ihrem äusseren Ende befindet sich

im jungen Blastem, welches eine Fortsetzung der temporalen Flügel darstellt, der Querschnitt des II. Astes des Trigeminus.

Bezüglich ihrer Structur, bestehen sie in ihrer Gesammtmasse aus Vorknorpel; bemerkenswerth ist, dass in denselben zwei durch eine Bindegewebeschicht gesonderte Anlagen, eine äussere und eine innere, zu unterscheiden sind.

Die orbitalen Flügel (Fig. II—*l*) sind viel kleiner und nehmen mit einem kleinen Stiel ihren Ursprung; sie bilden mit dem Körper des Sphenoides einen sehr stumpfen Winkel; sie bestehen aus Vorknorpel. — Sie setzen sich dorso-cranialwärts in einen Haufen von Bindegewebszellen, welchen ich im Modelle nicht abgebildet habe, fort; direkt ihrem äusseren Ende anliegend treffen wir den I. Ast des Trigeminus.

Gehörkapsel.

Sie sehen im Modelle wie zwei plumpe Pyramiden (Fig. II—*m*), welche von den übrigen Bezirken vollkommen getrennt und nur durch Vermittelung ihrer Schuppen mit der Squama des Occipitalis verbunden sind, aus.

Die Basis der Pyramide ist horizontal und befindet sich auf einem höheren Niveau als der Sphenoidalknorpel; ihre äussere Fläche ist fast senkrecht, ihre innere fällt sanft ab.

Aus der inneren Fläche der Pyramide, in direkter Fortsetzung mit der Basis, springt ein halbmondförmiger Fortsatz gegen das Innere hervor (Fig. II u. III—*n*); die Präparate beweisen uns, dass dieser Vorsprung die in diesem Stadium noch spärliche, vorknorpelige Anlage, welche die Schnecke und das Ganglion cochleae umhüllt, darstellt.

Ungefähr aus der Mitte der horizontalen Basis nimmt der Meckel'sche Knorpel seinen Ursprung; derselbe — ein mächtiger cylindrischer Stab — verläuft eine ganz kurze Strecke lang nach vorne und abwärts, dann nach aussen, und endlich, nach einer rechtwinkeligen Knickung (Fig. II u. III—o), nach innen (Fig. II u. III—*p*).

Ueber die Structur der ziemlich ansehnlichen Schuppe des Gehörknorpels können wir bloss wiederholen das, was wir über die Structur der Squama occipitalis auseinandergesetzt haben; sie besteht ebenfalls aus jungem Vorknorpel. — An der inneren Fläche der Brücke, welche die Squama mit der

Gehörkapsel verbindet, treffen wir den Recessus Labyrinthi; im ovalen Querschnitte des dorsalen Poles der Gehörkapsel treffen wir die Querschnitte der Bogengänge; in dieser Höhe befindet sich der Recessus Labyrinthi an der inneren Fläche der Gehörkapsel, immer ausserhalb des Vorknorpels; nur kurz bevor derselbe in den Utriculus ausmündet, wird er von dem jungen Vorknorpel der Gehöranlage umgeben.

Die einzelnen Abschnitte der Gehörkapsel weisen die verschiedensten Stufen der knorpeligen Differenzirung auf; im allgemeinen besteht die äussere Fläche derselben aus jüngerem Gewebe als die innere; dies ist besonders im ventralen Abschnitte ausgeprägt, wo die im Modelle abgebildete äusserste dünne Knorpelschicht allmählich in das zellenreiche junge Blastem der inneren Fläche übergeht.

Der Vorknorpel, ebenso wie der Knorpel liegen dicht an dem Epithel des häutigen Labyrinthes, ohne dass sie in der Nähe desselben eine Veränderung ihrer Structur aufweisen. — In dem ventralen Abschnitte der Gehörkapsel, an ihrer cranialen und inneren Fläche, dicht in der Nähe der inneren Fläche des in diesem Stadium noch wenig ausgebildeten Ductus cochlearis, nur durch eine Schicht jungen Vorknorpels von derselben getrennt, tritt das Ganglion Cochleae hervor. — Weiter ventralwärts verschwindet die Blastemschicht, welche Ganglion und Ductus cochlearis trennt, so dass sie gegenseitig in Berührung sind. — Dadurch wird der Ductus cochlearis in dieser Höhe nur innerlich und caudalwärts von einer sichelförmigen Vorknorpelschicht, die im Modelle sehr deulich sichtbar ist, begrenzt; cranialwärts wird er vom lockeren Bindegewebe, welches die Schädelhöhle füllt, durch das Ganglium cochleae und durch den quer nach aussen verlaufenden Ramus vestibularis des Nervus acusticus, welche beide grösstentheils ausserhalb der Gehörkapsel liegen, getrennt.

Caudalwärts von dem sichelförmigen vorknorpeligen Vorsprunge, welcher die Anlage der Schneckenkapsel darstellt (Fig. II u. III—*n*), treffen wir den IX. und X. Nerv und die Vena jugularis.

Ductus cochlearis und Ganglion cochleae werden in ihrem ventralsten Abschnitte nicht mehr von Vorknorpel, sondern von Bindegewebe, welches ich im Modelle nicht reproducirt habe, umhüllt. — Am Niveau des Occipitalmittelstückes ist die bindege-

webige Gehörkapsel caudalwärts mit demselben in Berührung; weiter ventralwärts grenzt sie nicht mehr an das Occipitale, sondern an den keulenförmigen Abschnitt des Keilbeinkörpers; in dieser Höhe ist das Ganglion cochleae verschwunden, und es bleibt nur der untere Theil des Ductus cochlearis übrig.

An den Stellen, wo die bindegewebige Gehörkapsel mit den eben erwähnten Bestandtheilen der Basis in Berührung kommt, hebt sich natürlich dieselbe gegen den reifen Basilarknorpel scharf ab.

Chorda dorsalis.

Wir treffen die Chorda, in der Höhe des 2. Halswirbels, in der Mitte des Epistropheuszahnes; wenn dieser sich verschmälert, biegt die Chorda nach vorne und geht durch den Wirbelbogen des Atlas und das Bindegewebe, welches zwischen Atlas- und Occipitalanlage sich befindet (das zukünftige Ligamentum suspensorium dentis), ins Bindegewebe, welches die beiden Occipitalanlagen trennt (Textfig. 2—*f*). — Sie liegt ganz oberflächlich eine kurze Strecke lang; dann vertieft sie sich in den Knorpel des Occipitale und verläuft in gleichem Abstande von der dorsalen und ventralen Fläche des Occipitale; Messungen, um genauere Angaben festzustellen, konnte ich leider nicht unternehmen, weil dafür Längsschnitte nöthig gewesen wären. — Weiter cranialwärts vertieft sich die Chorda immer mehr in den Occipitalknorpel, bis sie in einer Entfernung von 0,3 mm von der Lücke, welche zwischen Occipital- und Sphenoidalknorpel besteht, aus dem Knorpel heraustritt und sie im Perichondrium verläuft; der Abstand zwischen dem Punkte, in dem sie den Epistropheuszahn verlässt, und seiner Austrittsstelle aus dem Occipitalknorpel beträgt ungefähr 1,1—1,2 mm.

Durch das Perichondrium geht die Chorda 0,15 mm lang; dann entfernt sie sich von demselben und zieht im Bindegewebe, welches zwischen der schmalen Brücke des Sphenooccipitalknorpels und der Rachenhaut liegt, hin, wo sie mit dem Epithele der Bursa pharyngea einen innigen Zusammenhang hat.

Wenn sie die ventrale Fläche des Sphenoides an der Höhe der Sella turcica erreicht hat — und dazu ist eine Knickung der Chorda ventralwärts erforderlich, wegen des Winkels, welchen der cranialste Abschnitt des Sphenoides mit dem caudalen bildet

— tritt sie in das Blastem dieses Abschnittes des Sphenoides ein und steigt cranialwärts und dorsalwärts ziemlich steil hinauf, bis sie im jungen Vorknorpel der Basis der Sattellehne ihr Ende findet; der Abstand zwischen dem Endpunkte der Chorda und der ventralen Fläche der Hypophyse beträgt 0,2 mm.

Die Chorda in der Strecke, in der sie durch den Keilbeinkörper geht, wird vom Bindegewebe, welches die beiden vorknorpeligen Anlagen des Sphenoides trennt, umgeben. Ihre Structur, ebenso wie ihre Stärke war in den verschiedenen Abschnitten ihres Verlaufes etwas verschieden.

Wenn die Chorda im schon beschriebenen vorknorpeligen Bindegewebe der Wirbelsäule und der Occipitalregion hinzieht, hat sie ihre charakteristische Structur; eine starke Scheide, welche dichtgedrängte, säulenförmig aufeinandergelagerte, glashelle Zellen enthält; die Zellgruppen hängen ganz an der Scheide, welche erheblich stärker als im Embryo A ist; ihr Durchmesser beträgt 40—50 μ.

Wenn sie dagegen im hyalinen reifen Knorpel des Occipitale und der Wirbelkörper enthalten ist, ist immer eine kleine Spalte zwischen der Scheide, welche dünner ist, und dem kleinen geschrumpften Zellenhaufen, welcher den Inhalt der Chorda bildet, nachzuweisen.

In ihrem Verlaufe im Perichondrium und im pharyngealen Bindegewebe wird ihre Scheide dünner und ihr Durchmesser kleiner (38—40 μ), aber weist an keiner Stelle Schrumpfungen auf. — Im retropharyngealen Bindegewebe bildet sie starke Verdickungen.

Im Bindegewebe, welches die beiden Keilbeinanlagen trennt, bleibt ihre Scheide dünn, und wird ihr Durchmesser kleiner (unter 35 μ).

Embryo C. — Grösste Länge 17 mm.

Das Alter des Embryo C ist, nach dem Vergleiche seiner Photographie mit den His'schen Tafeln, von etwa 42—45 Tagen.

Das Chondrocranium ist tiefen Veränderungen, die ich dem ungleichmässigen Wachsthume seiner einzelnen Bestandtheile zuschreibe, entgegengegangen.

Die Form des Clivus Blumenbachii bietet noch grössere

Abweichungen vom erwachsenen, als im vorigen Stadium, und ist in kurzem folgende: wenn man die Achse der Cervicalwirbelsäule als senkrecht betrachtet, bietet der Clivus von dem Bogen des 1. Wirbels bis zu den Canales condyloidei eine sanfte Steigung dar (Fig. IV — *a*); weiter cranialwärts wird derselbe vollkommen horizontal (Fig. IV — *b*) bis zur Brücke, welche wir im jüngeren Schädel als Verbindungsstück zwischen Sphenoides und Occipitalis betrachtet haben.

Der caudale Abschnitt des Sphenoides ist nicht mehr horizontal wie im Schädel des Embryo B, steigt dagegen mässig steil auf (Fig. IV — *c*) bis zur Sattellehne (Fig. IV — *h*).

Sehr auffallend ist ferner, im Vergleiche zu dem Modelle des Embryo B, die mächtige Entwickelung der Squama occipitalis, die mit dem schuppenförmigen Fortsatz des Gehörknorpels in eine einzige einheitliche Schuppe verschmolzen ist, und in ihrem höchsten Abschnitte eine dorsale Schliessung aufweist (Fig. IV — ee_1). Die Squama des Gehörknorpels dagegen ist einer erheblichen Reduction entgegengegangen.

Occipitalregion (incl. 1. und 2. Halswirbel).

Die craniale Grenze dieser Gegend — wo sie dem Sphenoid anliegt — ist weder im Modelle, noch histologisch bestimmbar; Shenoid und Occipitale sind in den B a s i l a r k n o r p e l — diese Benennung treffen wir oft in der Literatur — verschmolzen.

Bloss um den Vergleich mit den Schädeln der Embryonen A und B zu erleichtern, werde ich als craniale Grenze des Occipitalknorpels die Stelle, wo das dreieckige Occipitalmittelstück in eine schmälere Brücke übergeht, in welcher im Embryo B eine Lücke im Knorpelgewebe, die Grenze zwischen Occipitale und Sphenoid bestand, betrachten.

Die caudale Grenze ist histologisch durch das Bindegewebe, welches das Occipital vom Atlasbogen trennt, bestimmt.

Bevor ich mich in die Beschreibung der einzelnen Bestandtheile des Occipitale einlasse, will ich kurz einen Einblick in den Entwickelungszustand des caudalwärts ihm angrenzenden Abschnittes der Halswirbelsäule werfen.

Der knorpelige Epistropheuszahn ist schon mächtig entwickelt und ragt mit seinem spitzen Ende, welches aus jüngerem Knorpel besteht, fast bis zum Niveau des Atlasbogens, der fast vollkommen verknorpelt ist; nur eine kurze bindegewebige hypo-

chordale Spange trennt noch die beiden Bogenhälften; das schmale dorsale Mittelstück ist in Rückbildung begriffen; der costale Fortsatz ist noch bindegewebig.

Der Epistropheuszahn ist von dem von mir mehrmals erwähnten kernreichen Bindegewebe, welches ich als direkten Vorläufer des Knorpels betrachte, umgeben, so dass derselbe mit dem Atlasbogen nicht direkt in Berührung ist.

Nächst cranialwärts von der 1. Halswirbelanlage treffen wir das Occipitalmittelstück, welches in dem dem Atlasbogen anliegenden Abschnitte in zwei paarige, durch Bindegewebe getrennte Anlagen zerfällt.

Diese Thatsache stimmt mit dem, was wir in den Embryonen A und B beobachteten, überein: dass das Occipitale aus zwei convexen, getrennten Anlagen besteht; im vorliegenden Embryo ist diese Trennung in zwei Anlagen im ganzen Occipitale verschwunden und erhält sich bloss im caudalsten Abschnitte, eine Strecke von etwa 60 μ lang; dadurch wird wahrscheinlich die Entstehung der Condylen erklärt.

Zwischen der paarigen Anlage des Occipitale und dem Atlasbogen (Fig. V — *a*) besteht noch eine schmale Schicht kernreichen Bindegewebes; ferner ein scharf contourirter, ovaler Strang Bindegewebes verbindet den Epistropheuszahn und den Atlasbogen mit dem caudalen Abschnitte des Occipitalmittelstückes; dieser Strang wird später zum Ligamentum suspensorium dentis; in seiner Mitte befindet sich die Chorda dorsalis.

Jetzt werde ich zur Beschreibung der einzelnen Bestandtheile des Occipitale übergehen.

Im Mittelstücke, trotz der starken Veränderungen, denen dasselbe entgegengegangen ist, kann man im wesentlichen dieselben beiden Abschnitte als im Embryo *B*, einen cranialen (Fig. IV — *b*) und einen caudalen (Fig. IV — *a*), unterscheiden; und diese durch die Canales condyloidei bestimmte Theilung ist sogar ausgeprägter geworden, weil die beiden Abschnitte einen stumpfen Winkel bilden.

Im caudalen Abschnitte (Fig. IV — *a*) hat sich die Concavität, welche im Embryo B sehr ausgeprägt war, durch Wachsthum des Knorpels dorsalwärts, ein wenig ausgeglichen aber nicht vollkommen; seine caudo-craniale Steigung ist sanfter geworden. — Dieser caudale Abschnitt geht nach hinten in die Portiones

laterales, sammt denen er einen dem 1. Wirbelbogen parallelen Bogen beschreibt, über.

Die beiden Canales hypoglossi sind viel breiter als im Embryo B und oval; in denselben finden wir 2 Hypoglossus-Wurzeln; sie sind im lockeren Bindegewebe, welches die Canäle füllt, eingebettet.

Die ventrale Oeffnung der Canäle (Fig. V — *i*) wird nach aussen durch einen ziemlich ansehnlichen Kamm, welcher sich in die Querleiste der Portio lateralis, von der später die Rede sein wird, fortsetzt, begrenzt.

Der cranialwärts von den Canales hypoglossi gelegene Abschnitt des Mittelstückes ist, ebensowie im Embryo B, flach und horizontal in Bezug auf die senkrechte Axe der Wirbelsäule.

Die lateralen Ränder des Occipitalmittelstückes werden im Modelle durch eine Spalte (Fig. IV — *t*) von den Gehörkapseln getrennt; aber aus der Beobachtung der Präparate ergiebt sich, dass diese Ränder in ihrem cranialen Abschnitte eigentlich nicht frei sind, sondern dass dieselben dem bindegewebigen, unscharf begrenzten, und deswegen im Modelle nicht abgebildeten, ventralsten Polen der Schneckenkapseln anliegen; nur in ihrem caudalsten Abschnitte sind diese Ränder frei und bilden mit den Portiones laterales einen spitzen Winkel, in welchem der X. und XI. Nerv und die Vena jugularis sich befinden; dieser Winkel wird später zur caudalen Begrenzung des Foramen lacerum posterius (Fig. V — *d*).

Die Structur des Mittelstückes bietet gar nichts Besonderes dar; es besteht aus weit differenzirtem Knorpel, mit reichlicher, tief gelb färbbarer Grundsubstanz und ovalen, etwa 7 μ starken, in scharfen Kapseln eingeschlossenen Kernen.

Die Portiones laterales (Fig. IV — *f*) springen nicht steil dorsalwärts wie im Embryo B hervor, sondern liegen in derselben transversalen Ebene als das Mittelstück, so dass beide Bestandtheile in demselben Querschnitte in den Präparaten auftreten.

Ich will hier hervorheben, dass in den jüngeren Embryonen die Portiones laterales dorsal zu dem Mittelstücke waren; und dieser Gegensatz ist leicht erklärbar dadurch, dass das Mittelstück in dorsaler Richtung, die Portiones laterales dagegen in ventraler Richtung gewachsen sind.

Die Portiones laterales, wenn sie vom Inneren der Schädelhöhle beobachtet werden (Fig. IV — *f*), sehen wie zwei kleine Platten, die sich in die grossen Squamae fortsetzen, aus; die Grenze aber zwischen der horizontalen Platte und der senkrechten Schuppe ist sehr scharf bestimmt, nicht nur durch den Winkel zwischen den beiden Bestandtheilen, sondern auch durch die Verschiedenheit in der Structur der beiden Gewebe; die Platte ist knorpelig, die Schuppe dagegen vorknorpelig.

Aber wenn wir die Portiones laterales von der äusseren Oberfläche des Schädels aus beobachten, so sehen wir in denselben die schon im Modelle des Embryo B beschriebene, hier mächtiger gewordene Querleiste, welche einen Theil des Wirbelbogens des ursprünglichen Occipitalwirbels darstellt (Fig. V — *b*).

Die caudale Fläche dieser Querleiste setzt sich caudalwärts in die äussere Fläche der Platte der Portio lateralis, dorsalwärts in die Squama occipitalis fort.

Ihre craniale, ausgebuchtete Fläche geht in die innere Fläche der Squama occipitalis über; diese Fläche bildet sammt dem lateralen Rande des Mittelstückes die concave caudale Begrenzung des Foramen lac. posterius.

Ihre äussere, etwas hakenförmige Kante ist grösstentheils frei; aber der dorsalste Abschnitt dieser Kante grenzt an den caudalen und ventralen Pol der Gehörkapsel, welcher wie ein Höcker aussieht; die beiden Bestandtheile werden durch eine Perichondriumschicht getrennt.

Ihre ventrale, breite Kante ist frei; ihre dorsale Kante ebenso wie ihre innere sind so innig mit der übrigen Portio lateralis verschmolzen, dass keine histologische Grenze wahrnehmbar ist.

Die Portiones laterales sind in ihrer Hauptmasse knorpelig, und ihr Knorpel ist ebenso hoch differenzirt als das Mittelstück; nur die ventrale Hälfte der Querleiste ist vorknorpelig und ist mit einer dicken Perichondriumschicht umhüllt.

Die S q u a m a o c c i p i t a l i s (Fig. IV u. V — *e*) ist an ihrem Ursprunge ziemlich stark, aber wird dorsalwärts immer dünner; ihr erweiterter ventralster Abschnitt ist mit dem caudalen Ende des Gehörblastems verbunden, aber nicht verschmolzen, weil zwischen den beiden Anlagen eine scharfe histologische,

durch das Perichondrium dargestellte Grenze (Fig. IV — *g*) besteht.

Die Gehörschuppe (Fig. V — *p*) ist mit der Occipitalschuppe in ihrer Gesammtmasse verschmolzen; keine histologische Grenze ist zwischen den beiden nachweisbar. Der obere Rand der occipito-temporal Schuppe fällt nach vorne mässig steil ab.

Auf den dorsalen Verschluss der Squama occipitalis habe ich schon hingewiesen; derselbe findet durch eine bandförmige halbkreisförmige Schuppe, welche nach oben in einen Streifen kernreichen Bindegewebes übergeht, statt; der letzte hat eine der Squama identische Form und Lage und wird dorsalwärts immer schmäler und undeutlicher, besonders an den Seitentheilen, wo er sich ins lockere Bindegewebe der Umgebung verliert.

Ventralwärts von der halbkreisförmigen Squama, welche den dorsalen Verschluss darstellt, findet ebenfalls ein Verschluss der beiden Occipitalschuppen durch eine Bindegewebsmembran statt; dieselbe bietet mit den bis jetzt beschriebenen Bindegewebsanlagen keine Aehnlichkeit dar; sie ist feinfaserig, mit spärlichen Kernen und scharfer Contour. — Diese Membran kann fast bis ans Niveau des Occipitalmittelstückes verfolgt werden.

Die Occipitalschuppe besteht in ihrer Hauptmasse aus altem Vorknorpel; nur an einer beschränkten Stelle ihrer inneren Fläche ist ein knorpeliger Herd zu sehen. — Im vorliegenden Embryo ebensowie im Embryo B erscheint der Knorpel der Squama älter in seinem oberen als in seinem unteren Abschnitte.

Sphenoidalregion.

Sie stellt ein viereckiges Stück dar, dessen longitudinaler Durchmesser den transversalen lange überwiegt.

Cranialwärts grenzt sie an die schnabelförmige Anlage der Crista galli, von welcher sie sich durch verschiedene Beschaffenheit des Gewebes abhebt. — Caudalwärts setzt sie sich in das verschmälerte Ende des Occipitalmittelstückes; die zwischen den beiden Anlagen eingetretene Verschmelzung habe ich schon besprochen.

Wir werden hier auch die Unterscheidung des Corpus sphenoidis in 3 Abschnitte aufrecht halten; einen caudalen, welcher zu dem sphenoidalen Theile des Clivus wird (Fig. IV — *c*), einen medialen, die Sella (Fig. IV — *h*) und einen cranialen, den Sul-

cus chiasmatis, welcher im Modelle gar nicht von der Sella unterscheidbar ist (Fig. IV — h_1), weil die beiden ein einheitliches, flaches, fast horizontales Knorpelstück darstellen.

Der caudale Abschnitt hat sich im Vergleiche zum Embryo B am meisten umgewandelt; er ist nicht mehr horizontal, sondern er bildet einen Neigungswinkel mit der horizontalen Ebene; (Fig. IV — c) er hat ferner seine keulenförmige Gestalt in eine viereckige umgewandelt. — Und, merkwürdiger Weise, ist er in seinem longitudinalen Durchmesser verkleinert; nur der craniale Rand, die Anlage der Sattellehne, hat sich viel vergrössert; er ist zu einem plumpen, dorsalwärts in eine scharfe, senkrechte Kante endenden Höcker geworden (Fig. IV — *h*).

Seine lateralen Kanten grenzen an die Schneckenkapsel; die Verbindung, der die beiden Anlagen entgegentreten, ist sehr innig, so dass die Beobachtung des Modelles uns eine Verschmelzung vermuthen lassen können; aber die Präparate beweisen uns, dass eine sehr scharfe, durch Structurverschiedenheit bestimmte Grenze zwischen den beiden besteht; denn während das Sphenoid knorpelig ist, ist die Schneckenkapsel vorknorpelig.

Der Knorpel dieses Abschnittes des Sphenoides weist einen ebenso hohen Differenzirungsgrad wie des Occipitale auf; sein cranialer Rand, die Anlage der Sattellehne ist vorknorpelig an ihrer Basis, bindegewebig an ihrer dorsalen Kante; denselben Unterschied im Differenzirungsgrade zwischen den beiden Bestandtheilen haben wir ebenfalls im Embryo B beobachtet.

Der cranialwärts sich anschliessende Abschnitt (Fig. IV — *h*) — Sella turca und Sulcus chiasmatis — ist horizontal. — Der Boden der Sella ist kaum ausgehöhlt; auf demselben, im lockeren Bindegewebe eingeschlossen, liegt die Hypophyse, welche einen transversalen Durchmesser von 0,3 mm, einen longitudinalen von 1,2 mm hat; mit derselben ist der 30 μ starke cylindrische Zellenstrang, welcher den Rest des Hypophysenganges darstellt, in Zusammenhang; dieser Strang vertieft sich in den Basisphenoid, cranialwärts von der Hypophyse, tritt aus demselben heraus, verläuft im lockeren Bindegewebe längs der hinteren Kante der Lamina perpendicularis des Ethmoides, und findet im Epithel der cranialen Fläche der Bursa pharyngea sein Ende; in seinem letzten Abschnitte ist dieser Strang hohl.

Der Boden der Sella ist knorpelig, ausser in der Umgebung

des Hypophysenstranges, wo ich eine V-förmige, vorknorpelige Area getroffen habe.

Vor der Hypophyse befindet sich der cranialste, kurze, auch knorpelige Abschnitt des Sphenoides, auf welchem der Chiasma nervi optici ruht, der weder makroskopisch — im Modelle — noch mikroskopisch von der Sella abgegrenzt werden kann.

Die temporalen Flügel des Sphenoides entspringen ventralwärts von den Seiten des Bodens der Sella, durch einen schmalen, runden knorpeligen Stiel; sie haben die Form eines S; dicht nahe dem Ursprungsstiele finden wir einen dorsalen knorpeligen Höcker (Fig. IV — *i*), welcher von dem übrigen äusseren Abschnitte der Flügel durch eine Bindegewebsschicht getrennt wird; der äussere Abschnitt weist ebenfalls zwei kleine Höcker auf (Fig. IV — k_1 k_2).

Ich will die eben erwähnte Thatsache hervorheben, dass die temporalen Flügel aus zwei durch eine Perichondriumschicht verbundenen, getrennten Anlagen bestehen; die innere ist knorpelig und setzt sich direkt in den Knorpel des Bodens der Sella fort, die äussere ist vorknorpelig.

Durch den äusseren Abschnitt geht der II. Trigeminus-Ast; der junge Vorknorpel liegt dicht dem Nerven an, und darin sehen wir die Anlage des Foramen rotundum. — Der III. Trigeminus-Ast befindet sich ventralwärts von den temporalen Flügeln, mitten im kernreichen Bindegewebe, welches zur weiteren Entwickelung der temporalen Flügel beiträgt.

Die orbitalen Flügel (Fig. IV — *l*) entspringen aus dem cranialsten Abschnitte des Sphenoides und sind an ihrem Ursprunge ziemlich breit, horizontal; bald darauf werden sie schmal und fast senkrecht der Horizontalebene; nach einer kurzen Strecke werden sie sehr breit, indem sie sich senkrecht erhalten (Fig. V — *l*); sie gewinnen das Aussehen von einem durch einen Stiel gestützten nach vorne und innen hervorspringenden senkrechten Sichel.

An der äusseren convexen Seite des Sichels treffen wir den I. Trigeminus-Ast. — An der Concavität des Sichels findet sich der Opticus.

Die Alae orbitales sind an ihrer Ursprungsstelle von dem Corpus-Sphenoidis durch eine dünne Perichondriumschicht ge-

trennt, so dass wir den Eindruck erhalten, dass sie aus einer gesonderten Anlage entstanden sind. — Der caudale Fortsatz des Sichels ist knorpelig, der craniale besteht aus jungem Vorknorpel; zwischen den beiden Geweben finden sich in den Querschnitten Uebergangsstufen.

Ethmoidalregion.

Von der cranialen Kante des Sphenoides nimmt ein schnabelförmiger, recht spitz endender Abschnitt, welcher aus jungem kernreichen Vorknorpel zusammengesetzt ist, und dadurch vom reifen Knorpel des Corpus sphenoidis sich scharf abhebt (Fig. IV — *m*), seinen Ursprung.

Dieser ist die noch kleine Anlage der Crista galli, deren ventrale Kante sich in die weit nach vorne vorspringende Lamina perpendicularis des Ethmoides fortsetzt.

Die letzte ist in ihrer Mitte schmäler als in ihrem vorderen und hinteren Abschnitte (Fig. IV — *n*); besonders ihr dorsaler und caudaler Winkel an der Stelle, wo sie sich mit der Crista galli verbindet, wird die Verdickung ansehnlicher, kolbenartig.

Der Vorknorpel der Lamina perpend. ist ventralwärts weiter differenzirt als dorsalwärts; ihr kolbig verdickter caudaler Winkel ist am wenigsten differenzirt.

Ziemlich ausgebreitet, wie aus dem Modelle (Fig. IV und V—*o*) sich ergiebt, sind die Seitenwände des Ethmoides, welche an der äusseren Seite der Riechsäcke liegen; aber wegen ihrer geringeren Differenzirung darf man nicht die im Modelle abgebildete Ausdehnung als sehr genau annehmen; dorsalwärts von ihrer dorsalen Kante finden sich Gruppen von Bindegewebszellen, welche wahrscheinlich zur weiteren Ausbildung der Seitenwände beizutragen bestimmt sind; ebenso einige schmale Streifen von Bindegewebszellen weisen auf eine weitere craniale Verbindung zwischen Septum und Seitenplatten, wie im Modelle zu sehen ist, hin.

Gehörkapseln.

Die innige Verbindung, der die Gehörschuppe mit der Occipitalschuppe entgegengeht, habe ich schon besprochen; ebenfalls auf ihre auffallende Reduction im Vergleiche mit dem Modelle des Embryo B habe ich hingewiesen.

Der sie zusammensetzende Vorknorpel ist ebenso differenzirt

wie der der Occipitalschuppe; er setzt sich nach vorne in einen Streifen Bindegewebes fort.

Die eigentliche Gehörkapsel ist sehr verändert in ihrer Form, im Vergleiche mit der des Embryo B; und zu dieser Veränderung hat besonders die grosse Entwickelung der Schneckenkapsel beigetragen.

Aber trotzem ist auch in diesem Modelle die Kapsel, welche Vestibulum und Bogengänge umschliesst (Fig. IV — *p*), von der Schneckenkapsel (Fig. IV — *q*) scharf gesondert.

Die erste hat beinahe dieselbe Gestalt wie im Modelle vom Embryo B; bloss hat sie viel an Umfang zugenommen, hauptsächlich ventralwärts vom Vestibulum; ihre äussere Fläche ist senkrecht zur Horizontalebene und bildet, sammt der Squama occipito-temporalis, die Seitenwand des Schädels (Fig. V — *p*); ihre innere Fläche fällt in ihrem oberen Abschnitte in steilem Hange, in ihrem unteren in einem sanfteren ab. — Ihr cranialer Pol liegt nahe dem Trigeminus-Ganglion.

In Bezug auf ihre Structur finden wir an ihrer äusseren Fläche junges Knorpelgewebe, welches gegen das Innere der Anlage allmählich in jüngeres Gewebe übergeht; wir sehen dabei alle Stufen des Vorknorpels; ein ähnliches Verhalten haben wir in demselben Gebiete im Embryo B beobachtet; nur steht im vorliegenden Falle die Differenzirung der Gewebe auf einer höheren Stufe.

Wenn wir die Lage der einzelnen Bestandttheile des häutigen Labyrinthes berücksichtigen, so sehen wir, dass die Bogengänge, welche nahe der äusseren Wand der Anlage sich befinden, im Knorpelgewebe eingebettet sind, das Vestibulum dagegen, welches noch näher der inneren Wand der Anlage ist, wenigstens in seinem unteren, nach innen hervorspringenden Abschnitte im Vorknorpel eingebettet ist.

Der Knorpel liegt nicht dicht dem Epithel des Labyrinthes an, wie im Embryo B, sondern die beiden Gewebe sind durch eine starke Schicht von Vorknorpel getrennt.

Der craniale, die Schnecke enthaltende Abschnitt der Gehörkapsel stellt einen Halbellipsoid, welcher von der inneren und unteren Fläche der eben beschriebenen Vestibulum und Bogengänge enthaltenden Kapsel entspringt; es fehlt in derselben noch eine dorsale Wand, so dass die cranialwärts gelegene Schnecke,

ebenso wie das caudalwärts gelegene Schneckenganglion vom lockeren Bindegewebe der Umgebung dorsalwärts begrenzt werden.

Sein Blastem hat eine geringe Differenzirung erreicht; es ist sehr kernreich, und es fehlt in demselben jede Spur von Grundsubstanz; dasselbe liegt nicht dem Schneckenepithel an, sondern wird von demselben durch lockeres Bindegewebe getrennt.

Der Meckel'sche Knorpel (Fig. V—*q*) entspringt als ein mächtiger, vorknorpeliger Stab aus dem cranialsten Theile der Labyrinthkapsel von der ventralen Fläche derselben. — Er verläuft eine ganz kleine Strecke lang nach vorne, dann beschreibt er einen rechten Winkel; von da aus wird er knorpelig und geht horizontal nach innen; in dieser Strecke hängt an seinem hinteren Rande ein vorknorpeliges, durch eine Perichondriumschicht getrenntes, dreieckiges Stück, die Anlage des Ambos.

In seinem weiteren Verlaufe fällt er senkrecht abwärts, endlich mit einer sanften Steigung nach innen, unten und vorne, bis er nicht weit von der Mittellinie endigt.

Interessant zur Orientirung ist der Verlauf der Chorda tympani; sie geht, der äusseren Seite des Proc. styloideus und des Hammers anliegend, quer bis zum hinteren Rande des Meckelschen Knorpels, dessen queren Abschnitt sie verfolgt.

Caudalwärts von der Ursprungsstelle des Meckel'schen Knorpels, etwa von der Mitte der Basis der Gehörkapsel, entspringt als ein kleiner vorknorpeliger Höcker die Anlage des Proc. styloideus, welche kurz nach seinem Ursprunge nach vorne biegt und in einen bindewebigen, kernreichen Strang, welcher gegen die Mittellinie strebt, sich fortsetzt.

Chorda dorsalis.

Die Chorda von der Spitze des Epistropheuszahnes geht in die Mitte des reichhaltigen Bindegewebes, welches in der Concavität des caudalen Randes des Occipitale liegt, und welches theilweise zur Bildung des Ligamentum suspensorium dentis, theilweise zur weiteren Ausbildung des Epistropheuszahnes beizutragen bestimmt ist. — Wenn dieser Haufen von Bindegewebszellen sich in seinem Umfange reducirt, nähert sich die Chorda dem caudalen Rande des Occipitale und tritt, plötzlich quer durch denselben verlaufend und dadurch einen geraden Winkel mit dem

vertebralen Abschnitte der Chorda bildend, in den Knorpel des Occipitale ein.

Sie kreuzt horizontal den caudalen Abschnitt des Mittelstückes des Occipitale; der Abstand zwischen Eintrittstelle und Austrittstelle beträgt 0,45 mm. — Von da aus zieht sie im lockeren Bindegewebe hin, welches den Raum zwischen Basilarknorpel und Rachenhaut füllt, parallel dem Basilarknorpel, nur 35—45 μ von demselben entfernt.

Im vorliegenden Falle konnten wir nicht auf dieser Strecke den innigen Zusammenhang mit der Bursa pharyngea, den wir im Embryo B beschrieben haben, beobachten. — Die Anschwellungen, welche die Chorda an dieser Stelle darbietet, sind sehr zahlreich.

0,1 mm vor ihrem Eintritt in den Corpus sphenoidis wird sie vom Perichondrium umgeben.

Wenn die Chorda eine Stelle der ventralen Fläche des Sphenoides, welche ventralwärts von der Sattellehne sich befindet und von der ventralen Austrittstelle des Hypophysenstranges 0,65 mm entfernt ist, erreicht hat, steigt sie fast vertical in die Höhe und findet innerhalb des Blastems, welches die breite Basis der Sattellehne zusammensetzt, 0,45 mm entfernt vom Hypoglossusstrange, ihr Ende.

Embryo D — Grösste Länge 28 mm.

Das muthmassliche Alter dieses Embryos kann — nach den His'schen Angaben — zwischen 58 und 62 Tagen liegen.

Vor allen bei Embryo D eingetretenen Modificationen (Fig. VI), im Vergleich mit dem Embryo B, ist sicher die auffallendste die ausserordentliche Steilheit des Clivus Blumenbachii; dessen cranialster und caudalster Abschnitt sind fast senkrecht, der mittlere mässig steil. — Und darin erkennen wir die Andeutung an das im Embryo C viel ausgeprägtere Verhalten.

Weiter cranialwärts haben sich der übrige Abschnitt des Sphenoids und des Ethmoids ebenfalls erhoben; ihre Erhebung hat aber nicht einen so hohen Grad, wie die des Clivus erreicht.

Die Gehörkapseln sind cranialwärts mit dem Clivus, caudalwärts mit dem Occipitale verschmolzen; zwischen diesen eingetretenen Verschmelzungen verbleibt nur eine Lücke, das zukünftige Foramen lacerum posterius.

Die dorsale Verbindung zwischen den beiden occipito-temporal Hälften ist etwas breiter als beim Embryo C (Fig. VI—*a*).

Um die eingetretenen Veränderungen uns erklären zu können, muss man annehmen, dass die ganze Schädelbasis sich erhoben und nur die Sella turca ihre ursprüngliche horizontale Lage bewahrt habe.

Die Lageveränderung der Portiones laterales des Occipitale und der Gehörkapseln kann man als secundär derjenigen der Basis betrachten, da sie in diesem Stadium mit der Basis innig verbunden sind.

Bevor ich mich in die Beschreibung der einzelnen Regionen einlasse, werde ich erwähnen, um Wiederholungen zu vermeiden, dass das ganze Primordialcranium jetzt knorpelig angelegt ist; aber der Knorpel hat natürlich in den einzelnen Anlagen nicht einen gleichen Grad der Differenzirung erreicht.

Occipitalregion.

Ihre craniale Grenze ist weder im Modelle noch histologisch bestimmbar. — Nur in Bezug auf die von uns in jüngeren Stadien gemachten Erfahrungen, können wir als craniale Grenze die Stelle des Clivus, wo dessen steiler Hang zu einem senkrechten wird, bestimmen; natürlich ist dieselbe, wie alle Grenzen, die nicht durch histologische Structureinzelheiten bedingt sind, sehr ungenau.

Der caudale Rand dagegen ist im Modelle sehr deutlich; er ist mit dem Bogen des Atlas und mit dem Zahne des Epistropheus in Berührung; die Durchmusterung der Präparate lehrt uns, dass die Berührungsfläche zwischen Atlasbogen und Occipitale nur auf die beiden paarigen kolbenartigen Anschwellungen beschränkt ist, deren Anwesenheit wir schon beim Embryo C festgestellt haben, und welche zu den Condylen des knochigen Schädels werden und den einzigen Hinweis auf die ursprüngliche Paarigkeit der Occipitalanlage darstellen.

Der Knorpel ist an den Berührungsstellen mit einer dicken Perichondriumschicht bedeckt. — Von dem kernreichen Bindegewebe, welches sich in den jüngeren Embryonen zwischen Occipitale und Atlas befand, sehen wir keine Spur mehr; das Ligamentum suspensorium dentis wird von faserigem Bindegewebe zusammengesetzt.

Beiläufig werde ich erwähnen, dass die 2 ersten knorpeligen cervicalen Wirbel vollkommene Identität mit den fertigen knöchernen darbieten; bloss ist der Bogen dorsal zum Rückenmark noch nicht geschlossen, sondern stellt einen Halbkreis dar.

Wenn wir die Occipitalregion in ihrer Gesammtmasse untersuchen, so bekommen wir den Eindruck, dass das Mittelstück und die Portiones laterales kaum an Umfang zugenommen haben, die Squama dagegen erheblich; und wenn wir ferner das Mittelstück und die Portiones laterales mit anderen Gegenden des Schädels vergleichen, so können wir leicht bemessen, dass sie hinter allen anderen in ihrem Wachsthum zurückgeblieben sind.

Um den Vergleich mit den jüngeren Embryonen zu erleichtern, werden wir die Theilung des Mittelstückes in einen cranialwärts und caudalwärts von dem Canalis hypoglossi gelegenen Abschnitte — als Trennungslinie haben wir den vorderen Rand der Foramina condyloidea bestimmt — hier auch beibehalten, obwohl derselbe durch morphologische Verschiedenheiten kaum berechtigt ist.

Wie wir vor Kurzem bemerkten, ist nur der caudale Abschnitt senkrecht, der craniale ist mässig steil; bemerkenswerth ist, dass die Aenderung der Neigung allmählich, nicht plötzlich wie beim Embryo C erfolgt.

Lateralwärts ist der craniale Abschnitt vollständig, ohne sichtbare Grenze, mit den Schneckenkapseln verschmolzen; die verschiedene Beschaffenheit des Knorpels der beiden Regionen — der des Occipitalis sieht älter aus — ist der einzige Hinweis auf die ursprüngliche bei den Embryonen B und C so deutliche Abgrenzung zwischen den beiden Anlagen. Der senkrechte caudale Abschnitt ist so stark ausgebuchtet, dass sein Querschnitt parallel mit dem Bogen des ersten Halswirbels geht.

Die Canales hypoglossi haben einen Durchmesser von 0,6 ×0,45; durch dieselben gehen eine Vena und zwei Hypoglossuswurzeln, welche im lockeren, den ganzen Canal füllenden Bindegewebe eingebettet sind.

Die lateralwärts von den Canales condyloidei gelegenen Portiones laterales sind stark umgewandelt.

Die parallelogrammförmige Platte (Fig. VII—*b*), welche im Modelle C einen geraden Winkel mit der Squama bildet, ist nicht

mehr in diesem Modelle von der Squama unterscheidbar; es sieht aus, als wenn diese Platte sich erhoben hätte.

Die Querleiste, welche bei den jüngeren Embryonen zum Aufbaue der Portiones laterales eine so grosse Rolle spielte, ist relativ wenig vergrössert (Fig. VII—*a*) und hebt sich nicht mehr so hervor; ich glaube, dass die letzte Thatsache in der Lageverschiebung der eben erwähnten Platte der Portio lateralis, von deren äussern Fläche die Querleiste hervorspringt, ihre Ursache hat.

Die ursprünglich caudale und in diesem Schädel ventral gewordene Fläche der Querleiste setzt sich direkt in den Abschnitt der Squama occipitalis, welche von der Umwandlung der Portio lateralis herrührt (Fig. VIII—*b*), fort.

Die ursprünglich craniale, jetzt dorsale Fläche der Querleiste begrenzt sammt dem Mittelstücke des Occipitalis und der caudalen Fläche der Gehörkapsel das Foramen lacerum posterius (Fig. VII—*c*), durch den der IX. und X. Nerv gehen.

Ihre innere Kante setzt sich in den Knorpel, welcher den Canalis hypoglossi umgiebt, fort.

Ihre äussere Kante, die im Embryo C frei war, ist grösstentheils mit dem ventralen und caudalen Pole der Gehörkapseln vereinigt; die beiden knorpeligen Anlagen bleiben durch eine starke Perichondriumschicht getrennt.

Ueber die Structur dieser Bestandtheile muss ich nur bemerken, dass der Knorpel des Mittelstückes weiter differenzirt ist, als der der Portiones laterales; im Mittelstücke haben die Kerne oft einen Durchmesser von 15—18 μ, und sind von einer sehr starken Kapsel umhüllt.

Die Squama ist in ihrem cranialen Rande in Continuität mit der Gehörkapsel; an der Stelle, wo die eine in die andere übergeht, ist kein Unterschied in der Structur des Knorpels bemerkbar.

An der Stelle dagegen, wo der ventrale Rand der Gehörkapsel sich mit jenem stärkeren Abschnitte der Squama, welcher von einer Umwandlung der Portio lateralis herrührt, verbindet (Fig. VII—*d*), ist eine Perichondriumschicht zu sehen; im Modelle ist jene Stelle durch einen kleinen Kamm gekennzeichnet; dieser Kamm setzt sich in die äussere Kante der Querleiste, die übrigens theilweise mit der Squama verbunden ist, fort.

Die bindegewebige Membran, die wir unterhalb des dorsalen

Verschlusses der Squama im Embryo C gefunden haben, ist verschwunden.

Die Squama ist in ihrem ventralen Abschnitte stärker und wird dorsalwärts allmählich dünner. — Ihr Knorpel ist in den dünneren Abschnitten viel weiter differenzirt als in den stärkeren.

Sphenoidalregion.

Die caudale Grenze dieser Gegend wurde von mir durch die Feststellung der cranialen des Occipitalis schon bestimmt: cranialwärts grenzt der Sphenoides an die Apophysis crista galli.

In diesem Stadium ist die Theilung des Corpus sphenoidis in drei Abschnitte sehr deutlich.

Der caudale, welcher den sphenoidalen Theil des Clivus darstellt, ist fast senkrecht, indem im Embryo *C* derselbe mässig steil war; seine laterale Verbindung mit den Schneckenkapseln ist eine so innige geworden, dass keine histologische Grenze zwischen den beiden wahrnehmbar ist.

Der Dorsum sellae (Fig. VI — *b*), der im vorliegenden Embryo eine grosse Entwickelung erreicht hat, ist in direkter Fortsetzung mit dem Clivus; in demselben sind schon die beiden Processi clineidei posteriores entwickelt.

Die Sella (Fig. VI — *c*) hat eine identische horizontale Lage wie im Embryo C; nur ihre cranio-caudale Concavität ist bedeutender.

Die in dieser Concavität enthaltene, 1,2 mm Durchmesser messende Hypophyse, wird caudalwärts durch das Dorsum sellae, cranialwärts durch eine senkrechte Wand begrenzt; ich erkläre mir die Entstehung dieser Wand, von der im Embryo C keine Andeutung zu sehen war, auf folgende Weise: die Sella turcica ist der einzige Bestandtheil von der Schädelbasis, welcher sich während des ganzen Verlaufs der Entwickelung, wegen unbekannter Ursachen, in seiner horizontalen Lage erhält; und da dagegen der vor der Sella im Embryo C auf demselben Niveau gelegene Sulcus chiasmatis sich stark erhebt, entsteht durch die Ungleichheit im Niveau der beiden Bestandtheile ein senkrechter Abhang (Fig. VI — *d*), welcher den Uebergang zwischen Sulcus chiasmatis und Sella turca darstellt; derselbe wird im knochigen Schädel zum Tuberculum sellae. — Im Knorpel dieses Abhanges habe ich einige Spuren vom ursprünglichen Hypophysencanale

in einer kleinen 0,07 mm breiten, mit Bindegewebe gefüllten Lücke gefunden; unmittelbar in der Nähe dieser Lücke sieht der Knorpel jünger als in der Umgebung aus.

Cranialwärts von diesem Hange treffen wir das horizontale, starke, quadrate Stück, auf dem das Chiasma nervi optici ruht.

Die temporale Flügeln des Sphenoides sind verschwindend klein im Vergleiche mit dem grossen Umfange der orbitalen; ihr Ursprungsstiel ist schmal (Fig. VI — *f*), und dicht nahe demselben treffen wir den kleinen, auch beim Embryo C anwesenden Vorsprung (Fig. VI — *g*), welcher wegen der Lageveränderung der gesammten Schädelbasis nicht mehr dorsalwärts, sondern caudalwärts von dem Ursprungsstiele sich befindet; derselbe wird von dem äusseren Abschnitte der Ala, ebenfalls wie beim Embryo C, durch eine dicke Perichondriumschicht getrennt.

In dem äusseren Abschnitte der Ala sehen wir einen ventralen Vorsprung, die Anlage der Apophysis pterygoides (Fig. VII — *h*), dorsalwärts von diesem Vorsprunge ein kreisrundes Loch, das Foramen rotundum, durch welches der zweite Trigeminusast geht (Fig. VII — *i*).

Der äussere Abschnitt besteht aus jüngerem Knorpel als der innere.

Die orbitalen Flügel weisen eine sehr grosse Ausbreitung auf; ich kann behaupten, dass in dem Zeitabschnitte, welcher zwischen dem Stadium, in dem sich der Embryo C befand, und dem des vorliegenden Embryos verläuft, die orbitalen Flügel sich mächtiger als alle übrigen Bestandtheile des Schädels entwickelt haben.

Sie springen aus den Seiten des Sulcus chiasmatis, durch einen kleinen Stiel (Fig. VII — *l*), hervor; um deren Beschreibung zu erleichtern, werde ich in denselben einen cranialen und einen caudalen Abschnitt unterscheiden.

Von denen war nur der caudale (Fig. VI und VII — *m*) beim Embryo C angelegt (Fig. IV und V — *l*): seine sichelförmige Gestalt hat sich nicht verändert; die craniale, spitze Extremität dieser Sichel, die beim Embryo C frei war, ist hier mit der Seitenwand des Ethmoides verbunden; dadurch wird eine breite Oeffnung, durch die der Opticus geht, gebildet (Fig. VII — *o*).

Der craniale Abschnitt stellt eine breite, dünne Platte dar, welche nach aussen, dorsalwärts und caudalwärts, stark hervor-

springt (Fig. VI und VII — *n*) und mit der Seitenwand des Ethmoides, unter Bestehen einer histologischen Grenze, verbunden ist. — Der Knorpel dieses Abschnittes der orbitalen Flügel ist nicht so weit differenzirt, wie der des caudalen, sogar weniger als der aller übrigen Gebiete des Schädels, ausser des Ethmoides.

Ethmoidalregion.

Ihre Bestandtheile sind einer Verschiebung in die Höhe, ebenso wie die Regio chismatis des Sphenoides, entgegengegangen. — Es fehlt jede Spur von Lamina cribrosa, so dass eine Verbindung zwischen Lamina perpendicularis und Seitenwänden ausbleibt.

Die Crista galli (Fig. VII — *q*) hat sich stark entwickelt und erhebt sich über das Niveau des Corpus sphenoidis in zwei Stellen — craniales und caudales Rostrum. — Die Lamina perpendicularis (Fig. VI — *p*) ist ohne histologische Grenze dorsalwärts mit der Crista galli, caudalwärts mit dem Corpus sphenoidis verschmlozen; ihr freier ventraler Rand ist sehr dick. — Von den stark divergirenden, durch zwei Brücken mit den orbitalen Flügeln verbundenen Seitenwänden (Fig. VII — *p*), gehen die Anlagen der Nasenmuscheln, als beinahe horizontale, nach innen in die Falten der Nasenschleimhaut vorspringende, vorknorpelige Septa.

Ventralwärts von den Seitenwänden sieht man die schuppenartigen, verknöchernden Anlagen des Oberkiefers (Fig. VII — *r*).

Regio nasalis.

Sie befindet sich direkt vor dem Ethmoid und wird von demselben durch den Neigungswinkel, den sie mit ihm bildet, abgegrenzt. — Ihre convexen Seitenwände (Fig. VII — *s*) gehen mit dem Septum eine dorsale Verbindung ein (Fig. VII — *t*), die der Lage des zukünftigen Os nasale entspricht: das Septum stellt eine Fortsetzung der Lamina perpendicularis des Ethmoides dar.

Der Knorpel des Septums ist weiter differenzirt als der der Seitenwände; derselbe Gegensatz besteht auch in der Ethmoidalregion zwischen Lamina perpendicularis und den Seitenwänden.

Gehörkapseln.

Sie sind in ihrer Lage und in ihrer Form sehr verändert, so dass die ursprünglichen Flächen nur mit Mühe erkennbar sind.

— Der craniale Pol hat sich in Folge der starken Modification des Clivus Blumenbachii erhoben, der caudale ist gesunken; dadurch wird die ursprünglich ventrale Basis der Pyramide — eine solche Form hatte beim Embryo C die Gehörkapsel — cranial, der ursprünglich dorsale Pol caudal.

Ferner durch einen anderen Vorgang, dessen Natur ich mir nicht erklären kann, vielleicht durch ungleiches Wachsthum ihrer einzelnen Bestandtheile, stellt ihre innere Fläche nicht mehr einen sanften Hang, wie beim Modelle vom Embryo C, sondern einen senkrechten dar.

Der Abschnitt der Gehörkapsel, welcher Bogengänge und Vestibulum enthält, ist oval; seine grösste Axe ist vertical zur Horizontalebene (Fig. VI und VII — *u*); seine Verbindungen mit der Occipito-temporal-Schuppe und mit dem Occipitale habe ich schon besprochen.

Im ventralen und caudalen Abschnitte seiner inneren Fläche sieht man ein ovales Loch, welches der in den Utriculus ausmündende, caudalwärts hervorragende Recessus labyrinthi durchkreuzt (Fig. VI — *x*).

Weiter cranialwärts treffen wir eine breite Grube, den Porus acusticus internus (Fig. VI — *z*); im dorsalen Abschnitte der Grube geht durch ein kleines Loch mit dorso-cranialem, horizontalem Verlaufe der Facialis; in derselben Grube liegen ferner das mediale Ganglium Cochleae und das laterale Ganglium Scarpae.

Die craniale Fläche dieses Abschnittes der Gehörkapsel ist wegen der Umwandlungen des Meckel'schen Knorpels und der Bildung der Stapesanlage äusserst complicirt geworden.

Aber da das Studium dieser Vorgänge eine besondere, in der letzten Zeit von vielen Seiten sehr ausführlich behandelte Frage bildet, die ich nicht zu erörtern beabsichtige, das heisst die Entstehung der Gehörknöchel, werde ich auf dieselbe nicht eingehen und mich nur darauf beschränken, die gegenseitige Lage dieser Bestandtheile kurz zu beschreiben.

Der Meckel'sche Knorpel nimmt von dem dorsalsten Abschnitte der cranialen Fläche der Gehörkapsel seinen Ursprung; an seiner Ursprungstelle sind die beiden Fortsätze des Ambos (Fig. VII — *v*), von denen der innere dem Steigbügel anliegt, sichtbar. Cranialwärts und gegen das Innere liegt der Griffel

des Hammers; von da aus steigt der Meckel'sche Knorpel (Fig. VII — *x*) steil gegen das Innere bis fast zur Mittellinie ab, ohne die Knickungen, welche wir in jüngeren Stadien beobachteten, zu bilden.

Die beiden Meckel'schen Knorpel verbinden sich in der Mittellinie und werden nur durch eine Perichondriumschicht von einander getrennt.

Im unteren Drittel des Meckel'schen Knorpels treffen wir an seiner äusseren Fläche die knöcherne Anlage des Unterkiefers (Fig. VII — *y*).

Etwa in der Mitte derselben cranialen Fläche der Gehörkapsel, von der der Meckel'sche Knorpel entspringt, ventralwärts von demselben, befindet sich die breite Fenestra ovalis (Fig. VII — *z*), in deren Mitte der cranio-caudal liegende Steigbügel zu sehen ist. Dorsalwärts von der Fenestra ovalis, ganz nahe der Schneckenkapsel, öffnet sich das kleine Loch, durch welches der Facialis die Knorpelkapsel verlässt und zum Ganglion geniculi anschwillt; der Abstand zwischen der oben beschriebenen Eintritt- und Austrittstelle des Facialis entspricht der zukünftigen horizontalen Strecke des Canalis Falloppi. Caudalwärts vom Meckel-schen Knorpel entspringt die cranialwärts und nach vorne ragende Apoph. styloidea (Fig. VII — *st*).

Die Labyrinthkapseln sind aus weit differenzirtem Knorpel zusammengesetzt; das häutige Labyrinth wird theils durch eine starke Schicht zellenarmen Bindegewebes, theils durch eine Gallertschicht vom Knorpel getrennt; die Grenze zwischen den beiden Geweben ist schroff, hier findet ein allmählicher Uebergang des Knorpels ins Bindegewebe, wie im Embryo C, nicht statt; in dem Zwischenraume zwischen Bogengängen und Knorpel giebt es statt Bindegewebes Vorknorpel.

Die Schneckenkapsel (Fig. VI — *ch*) hat eine sphärische Form, ihre Sonderung von der grösseren Kapsel für Vestibulum und Bogengänge wird besonders durch die Pori acustici externus und internus bedingt; ihre craniale Verschmelzung mit dem Corpus sphenoidis habe ich schon besprochen; ihr Knorpel ist jünger als der der vestibularen Kapsel; das Epithel der häutigen Schnecke wird vom Knorpel durch eine dünne Schicht lockeren Bindegewebes getrennt; zwischen den Windungen der Schnecke finden wir jungen Vorknorpel, welcher in den Knorpel der Wand über-

geht. — In der Axe der häutigen Schnecke liegt ein Strang von embryonalen Ganglienzellen, welcher sich mit dem im Porus acusticus internus anwesenden Schneckenganglion verbindet.

Chorda dorsalis.

Die Chorda tritt aus dem Epistropheuszahne — sie verlässt denselben 0,12 mm unter seiner Spitze —, einen flachen Bogen beschreibend in den Occipitalknorpel ein, in dem sie fast horizontal 0,7 mm lang verläuft; nachdem sie den Occipitalknorpel verlassen hat, geht sie ins retropharyngeale Bindegewebe, in dem ich sie leider nur eine kleine Strecke lang verfolgen konnte; zu dem Zwecke würden in diesem Stadium, in dem das Bindegewebe äusserst locker ist — ein Umstand, welcher die Conservirung der Chorda in den Präparaten, eines so zarten Gebildes wie dieselbe, in Querschnitten erschwert — Sagittalschnitte erforderlich gewesen sein; und meine Serie war in Querschnitten zerlegt.

Ich habe die Chorda wieder ventralwärts vom Boden der Sella turcica gefunden; in demselben steigt sie dorsal-cranialwärts und findet da ihr Ende; der Abstand zwischen ihrem Endpunkte und dem ventralen Rande der Hypophyse beträgt etwa 0,3 mm.

Die Structur der Chorda, im Vergleiche mit Embryo G, ist stark verändert. — In ihrem Verlaufe innerhalb des Knorpels sind die in jüngeren Embryonen so charakteristischen Zellen in ein 35 μ starkes Klümpchen, in dem die Zellcontouren unscharf, die Kerne kaum färbbar sind, zusammengeschrumpft. — Die dem Knorpelgewebe anhaftende Chordascheide hat sich verschmälert und stellt einen Canal von 50 μ Durchmesser dar, welcher das zellige Klümpchen enthält.

In ihrem extracraniellen Verlaufe sind an der Chorda zahlreiche Anschwellungen bemerkbar; ihr Durchmesser steigt an diesen Stellen bis 80 μ; da werden die dichtgedrängten Kerne deutlicher.

Innerhalb des Sphenoidalknorpels reducirt sich ihr Durchmesser anfangs nur auf 35 μ, aber in der Nähe ihres Endpunktes auf 17 μ; die Kerne sind in dieser Strecke sehr undeutlich.

Nachdem ich die reine Beschreibung des Schädels meiner Embryonen auseinandergesetzt habe, werde ich meine Resultate

zusammenzufassen, und wie weit sie mit den früheren Beobachtungen in Einklang gebracht werden können, durchzuprüfen versuchen.

Die wichtigste Frage, an welche sich alle anderen anknüpfen, und welche deswegen vor allen erörtert werden soll, ist folgende:

Ist die übliche Unterscheidung in Regionen, die ich wie alle meine Vorgänger angenommen habe, in mancher Periode der Entwickelung des Chondrocraniums durch die Selbständigkeit derselben berechtigt, oder wurde sie von den Forschern, bloss zum Zwecke die Beschreibung zu erleichtern, eingeführt?

Das Chondrocranium des Menschen wird in der Literatur als ein einheitliches Ganzes beschrieben, weil die Mehrzahl der Forscher nur späte Stadien der Entwickelung berücksichtigt haben.

Zwar weist Jacoby, aber bloss beiläufig und ohne besonderes Gewicht darauf zu legen, auf die Anwesenheit von histologischen Grenzen in dem von ihm untersuchten Schädel hin.

Froriep ist der einzige, welcher die Wichtigkeit einer derartigen Frage erkannt hat, weil er die von ihm beobachtete Thatsache, dass bei einem menschlichen Embryo Sphenoidal- und Occipital-Knorpel durch Perichondrium getrennt waren, hervorhebt; er spricht die Vermuthung aus, dass Occipitale und Sphenoid, ein jeder mit selbständigen Anlagen entstehen.

Auch für den Säugethierschädel wurde diese Frage nicht genug erörtert; doch scheint mir, dass es sich aus der Beschreibung der Mehrzahl der Forscher ergiebt, dass einige Anlagen — Parachordalia, Trabeculae und Ohrkapseln — getrennt erscheinen. Kölliker stellt diese Trennung, und sogar die Anwesenheit von Grenzen zwischen den Anlagen, in Abrede.

Ich habe durch meine Beobachtungen bewiesen, dass beim Menschen im bindegewebigen Stadium folgende Anlagen getrennt von einander erscheinen: die Squama des Gehörknorpels und die Squama occipitalis, die Gehörkapsel, die paarigen Occipitalia, das Sphenoid und Ethmoid. Später, wenn ich in die Durchprüfung jeder einzelnen Gegend eingehen werde, werde ich untersuchen, ob diese Anlagen mit denen der Säugethiere in Einklang gebracht werden können.

Natürlich soll man das Wort getrennt nicht im strengsten Sinne nehmen, wenigstens für dieses Stadium, in dem die Anlagen keine scharfe Grenze haben und durch zellenärmeres Bindegewebe verbunden sind. — Aber später, bei der Differenzirung

des Bindegewebes in Knorpel, wird diese Abgrenzung schärfer. — Wenn eine jede von zwei benachbarten Anlagen einen sehr verschiedenen Grad in der histologischen Differenzirung erreicht hat, tritt natürlich die gegenseitige Abgrenzung am schärfsten hervor; das ist zum Beispiel in der Verbindung zwischen knorpeligem Sphenoid und bindegewebiger Schneckenkapsel der Fall. — Wenn dagegen beide benachbarten Anlagen vorknorpelig sind, wird die Grenze zwischen den beiden durch eine Bindegewebsschicht bestimmt; wenn die Verknorpelung weiter fortschreitet, wird diese Schicht dünner, bis sie endlich das Aussehen des Perichondriums erreicht. — Das Verschwinden dieser durch Perichondrium bestimmten Grenzen findet sicher sehr spät, und nicht überall gleichzeitig, statt, weil nicht einmal im Embryo D, in dem der Schädel eine mächtige Entwickelung erreicht hatte, und der Knorpel hoch differenzirt war, dieses überall geschehen war. — Ich habe ferner beobachtet, dass nicht nur die gewöhnlich in der Literatur als Regionen geltenden Anlagen, sondern auch andere, kleinere, wie zum Beispiel die Alae orbitales und der äussere Abschnitt der Alae temporales des Sphenoides, gesondert erscheinen und eine Zeit lang durch Perichondrium getrennt bleiben; bei Katzenembryonen hatte Winza dieselbe Beobachtung gemacht. — Der Verknorpelungsvorgang fängt — mit Ausnahme von der Occipitalregion, wo die Sachen anders, in der von mir in der Einleitung beschriebenen Art verlaufen — an einer beschränkten Stelle der Anlage an — es giebt eine Art Verknorpelungskern — und verbreitet sich von da aus allmählich, so dass wir in derselben verschiedene Stufen der Differenzirung des Knorpels treffen.

Eine zweite sehr wichtige Frage, die bis jetzt nie in der Literatur erörtert wurde, ist folgende: treten alle Schädelanlagen gleichzeitig auf?

Aus meiner Beschreibung ergiebt sich in so augenscheinlicher Weise, dass die einzelnen Anlagen in sehr verschiedenen Zeitabschnitten sich differenziren, dass ich für überflüssig halte, Beweise dafür zu bringen.

Dadurch glaube ich mich berechtigt, den Satz Kölliker's, dass das Chondrocranium wie aus einem Gusse entsteht, entschieden für unrichtig zu erklären. — Aber durch die Feststellung dieser Thatsache habe ich die von mir aufgestellte Frage nicht beant-

wortet; die Schädelanlagen könnten alle gleichzeitig angelegt werden und nicht alle mit derselben Schnelligkeit sich differenziren.

Um eine derartige Vermuthung entschieden widerlegen zu können, hätte ich noch jüngere Embryonen, als ich thatsächlich hatte, zur Verfügung haben müssen.

Auch in dem jüngsten (12 mm langen) von mir untersuchten Embryo, der wegen des schlechten Conservirungszustandes für ein eingehendes Studium nicht benutzt wurde, war die Occipitalregion schon vorknorpelig, und Bindegewebszellen-Gruppen in den zukünftigen Sphenoidal- und Gehör-Gegenden deutlich angelegt.

Nur von dem Ethmoid konnte ich keine Anlage wahrnehmen. Aber es spricht, nach meiner Meinung, die Thatsache, dass in späteren Stadien kleinere, vorher nicht angelegte Bestandtheile, entstehen können — Ethmoid, Alae orbitales und temporales des Sphenoides, Schneckenkapseln —, zu Gunsten der Annahme, dass, wenn auch einige Theile des Menschenschädels gleichzeitig oder fast gleichzeitig auftreten, die Möglichkeit nicht ausbleibt, dass andere in späteren Stadien auftreten.

Eine Stütze ferner für eine derartige Voraussetzung finden wir in dem Verhalten bei Amphibien, in denen die Trabeculae verknorpeln, bevor alle übrigen Anlagen auftreten. Ueber das Verhalten bei den Säugethieren haben wir keine sicheren Daten.

Uebrigens schliesst der Satz, dass die Bestandtheile des Schädels nicht gleichzeitig, sondern in einer bestimmten Reihenfolge auftreten, den anderen nicht aus, dass die Verknorpelung sich nicht mit derselben Schnelligkeit in allen abspiele, zum Beispiel im Sphenoid, im Ethmoid, im Occipitale rascher als in der Gehörkapsel, am schnellsten in den Schuppen. — Ich habe ferner die Ueberzeugung gewonnen, dass die Unterschiede in der Schnelligkeit der Verknorpelung gar nicht launisch, sondern durch ein bestimmtes Gesetz geregelt werden, dass die am spätesten angelegten Bestandtheile sich rascher als die älteren Anlagen differenziren.

Wenn ich die einzelnen Regionen durchprüfen werde, werde ich zahlreiche Beweise dafür liefern. — Die Verschiedenheiten in dem Ausbildungsgrade, welches auch die Ursache davon sei, kommen auch in späten Stadien, durch grössere oder geringere Reifheit des Knorpels, zum Ausdrucke; sogar bei einem 38 mm

langen Embryo, den ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, war der Gehörknorpel weniger reif als der Occipitalknorpel.

Einen anderen wichtigen, mit dem eben besprochenen eng verknüpften Punkt, sollte ich berühren. Wie findet die Grössezunahme der verschiedenen Bestandtheile des Schädels statt? Ich habe die Ueberzeugung gewonnen, dass dieselbe höchst ungleichmässig geschieht, aber immer in direktem Zusammenhange mit dem Differenzirungsvorgange ist; das heisst, dass jede Anlage während ihrer Verknorpelung sehr rasch in ihrem Umfange zunimmt, um dann von dem Zeitabschnitte ab, in dem ihr Knorpel einen bestimmten Grad der Reife erreicht hat, viel langsamer weiter zu wachsen.

Um sich davon zu überzeugen, genügt es, meine Modelle untereinander zu vergleichen: die Occipitalregion, zum Beispiel, vergrössert sich bedeutend bis zu dem vom Embryo C dargestellten Stadium; im Embryo D, und auch in dem viel älteren, von Hertwig beschriebenen Embryo, dessen Modell ich unter den Augen hatte, ist die Grössenzunahme derselben kaum bemerkbar.

Natürlich ist die Verknorpelung nicht die einzige Ursache, welche das Dimensionenwachsthum beeinflusst; dazu tragen auch andere, uns noch sehr dunkel bleibende Faktoren bei, unter welchen ich auf die Reductionsvorgänge, die zweifelsohne in einigen knorpelig oder vorknorpelig angelegten Bestandtheilen stattfinden, noch eingehen will. — In den Portiones laterales des Occipitale steht die Querleiste, welche ein Ueberbleibsel des Bogens des Occipitalwirbels ist, bevor ihr Knorpel einen hohen Grad der Differenzirung erreicht hat, still, wächst dann langsam und geht endlich der Reduction entgegen. — Ebenso geht der sphenoidale Abschnitt des Clivus Blumenbachii, nachdem er die im Modelle B abgebildete Dimension erreicht hat, bevor sein Knorpel hoch differenzirt ist, einer Reduction entgegen.

Nachdem ich einige der allgemeinen Gesetze, welche die Entwickelung des Schädels regeln, zu bestimmen versucht habe, werde ich die Modificationen, welchen die Gesammtmasse des Schädels während ihrer Entwickelung entgegengeht, flüchtig betrachten.

Wenn man die vier Modelle untereinander vergleicht, er-

hält man den Eindruck, dass die erheblichen Veränderungen des ganzen Schädels Folgeerscheinungen der Lageveränderung des Basisphenoides und Basioccipitale seien. — Letztere werde ich hier kurz zusammenfassen: vom Stadium des Embryos B bis zu dem des Embryos C, wird der Neigungswinkel, welchen die Axe des Clivus mit der Horizontalebene bildet, spitzer; im Stadium des Embryos D wird dieser Winkel plötzlich ein gerader; aber dieses Verhältniss ist nicht ein definitives, weil im knöchernen Schädel der Neigungswinkel des Clivus wieder ein spitzer ist.

Die Lageveränderungen der Portiones laterales des Occipitale, der Gehörkapseln und der Schuppen, die ich ausführlich beschrieben habe, sind, nach meiner Ansicht, eine Folge der Erhebung des Clivus und des cranialsten Abschnittes des Sphenoides. Der Boden der Sella turca ist der einzige Bestandttheil des Schädels, dessen Lage dadurch nicht beeinträchtigt wird.

Noch eine Frage, die ich am Anfange dieser Arbeit aufgestellt habe, bleibt offen: Wann erreicht das menschliche Chondrocranium seinen höchsten Ausbildungsgrad? — Viel weiter als der von Jacoby untersuchte Embryo war mein Embryo D entwickelt, aber in ihm fehlte noch die Lamina cribrosa des Ethmoides; der Hertwig'sche unterschied sich, in Bezug auf seinen Ausbildungsgrad, kaum von meinem Embryo D, aber in ihm war die Verknöcherung schon eingetreten. — Also als Stadium der höchsten Ausbildung könnte man eine Stufe zwischen den beiden letzteren bestimmen, die aber von meinem Embryo D nicht entfernt ist. — Der höchste Ausbildungsgrad wird also, wenn die Körperlänge des Embryos zwischen 30 und 40 mm schwankt, erreicht, also in der ersten Hälfte des 3. Monates; von da aus wächst der Schädel gleichmässig.

Endlich werde ich die Entwickelung der Regionen des Schädels einzeln durchprüfen.

Occipitalregion.

Dieselbe ist schon wohl entwickelt in einer Periode, in der von den übrigen Schädelgegenden nur undeutliche bindegewebige Anlagen bestehen, so dass wir zur Annahme gezwungen werden, dass sie früher als alle anderen angelegt werde.

Ich habe schon die grosse Aehnlichkeit hervorgehoben, welche die Entwickelung des Occipitale mit der der Wirbel auf-

weist. — Die erste Analogie ist, nach meinen Beobachtungen, welche in diesem Punkte von denen Froriep's abweichen, der paarige Ursprung vom Occipitale ebenso wie von den Wirbeln; Froriep dagegen behauptet, dass die Wirbelkörper paarigen, das Occipitale unpaarigen Ursprungs sind. Die beiden Anlagen des Occipitale befinden sich an den Seiten der Chorda und gehen einer sehr frühzeitigen Verschmelzung entgegen. — In Wirklichkeit konnte ich nie die beiden Anlagen in ihrer ganzen Ausdehnung getrennt sehen; sie waren ventralwärts, auch in den jüngsten Embryonen, scheinbar verbunden; aber an dieser Stelle wies eine Schicht jüngeren Gewebes, die sich in der Mittellinie befand, auf die ursprüngliche, vollkommenere Sonderung hin.

Nach meinen Beobachtungen findet das Wachsthum des Occipitale auf folgende Weise statt:

Die Umwandlung des Bindegewebes in Knorpel fängt in demselben ventral und caudal an, und schreitet dorsalwärts und cranialwärts fort; dadurch kommen wir ins Klare, wie das Occipitale ventralwärts schon in den frühesten Stadien vorknorpelig und theilweise knorpelig ist, indem dorsalwärts der Vorknorpel allmählich in jüngeres Gewebe übergeht; und dadurch wird uns ferner erklärt, wie dorsalwärts die Anlagen weit entfernt von einander seien, ventralwärts sich allmählich nähern, bis sie bloss durch eine schmale Schicht Bindegewebes getrennt bleiben.

Ich halte also für ausgeschlossen, dass das im Modelle des Embryo A (Fig. I) reproducirte Bild einer tiefen Rinne das ursprüngliche sei, aber nur durch partielle Verbindung der beiden Wülste, welche die paarigen Anlagen des Occipitale darstellen, entstanden sei; zweifelsohne, wenn ich eine Reconstruction von einem jüngeren Embryo ausgeführt hätte, hätte ich die Wülste vollkommen gesondert gefunden.

Dafür scheint mir auch die Thatsache zu sprechen, dass mit dem Fortschreiten der vorknorpeligen Differenzirung die Rinne sich allmählich ausgleicht; dies geschieht auf folgende Weise:

Die kolbigen Wülste fangen an, unmittelbar dorsalwärts von der Bodenfläche der Rinne sich in Knorpel umzuwandeln; dann verknorpelt vom Aeusseren gegen das Innere das zwischen denselben sich befindende, allmählich mehr dorsalwärts sich ausbreitende, zellenreiche Bindegewebe, welches in dieser Gegend

den Vorläufer des Knorpels darstellt, so dass die, die Kolben trennende Bindegewebschicht immer dünner wird, bis zum Verschwinden. — Später wandelt sich die kolbige Form der Anlagen in eine quadratische um; nur caudalwärts bleiben sie abgerundet.

Dieser Vorgang wiederholt sich in immer dorsaleren Schichten, bis die Rinne immer weniger tief wird.

Eine vollkommene Ausgleichung derselben findet nie statt; das Occipitalmittelstück bleibt auch in späten Stadien ein wenig concav.

Bis jetzt haben wir bloss einen Abschnitt der Occipitalregion, das ist das Mittelstück, berücksichtigt; und dieses, ich hebe es hervor, entspricht nicht der Pars basilaris des knöchernen Schädels, sondern der Pars basilaris und condyloidea vereint. — Die Pars basilaris vom knöchernen Schädel rührt von der Verschmelzung der kolbenartigen Wülste her und entspricht dem cranialsten Abschnitte des von mir als Mittelstück bezeichneten Theiles, die Pars condyloidea nimmt von der caudalen Fläche jener Wülste, welche abgerundet während des ganzen Verlaufes der Entwickelung bleibt, ihren Ursprung und entspricht dem caudalsten Abschnitte des Mittelstückes; die Entstehung der Condylen hängt also mit einer unvollkommenen Verschmelzung der paarigen Anlage des Occipitale zusammen.

Der Processus jugularis des knöchernen Occipitale entsteht durch tiefgreifende Umwandlung der Portio lateralis, die bei den ersten Entwickelungstadien eine so wichtige Rolle spielt.

Wir haben schon festgestellt, dass die Verknorpelung des Occipitale, und besonders seines Mittelstückes, sehr rasch und frühzeitig vor sich geht; im Einklang mit dem, was wir vor Kurzem sagten, soll auch das Wachsthum nach allen Dimensionen desselben in den frühesten Stadien der Entwickelung stattfinden; und thatsächlich haben wir gesehen, dass das Mittelstück, bis zum Stadium des Embryo C, erheblich an Grösse zunimmt; von da an ist die Zunahme nicht in Verhältniss mit der der übrigen Bestandtheile des Schädels.

Auf die Lageveränderung des Mittelstückes habe ich schon hingewiesen, als ich die Modificationen des Neigungswinkels des Clivus, dessen caudalsten Abschnitt dasselbe bildet, beschrieb.

Meine Befunde über die erste Entstehung der Occipital-

region weichen erheblich von denen, welche von der Mehrzahl der Forsscher bei den Säugethieren erhalten wurden, ab.

Die paarigen Anlagen des Occipitale des Menschen könnten zwar mit den Parachordalia verglichen werden; aber nur für den caudalsten Abschnitt derselben könnte der Vergleich passen; denn nach Parker erreichen die Parachordalia der Säugethiere fast die Spitze der Chorda, und das ist für die Occipitalia nicht der Fall.

Ferner wird von den Forschern gar nicht angedeutet, was für eine Rolle die Portiones laterales in der Entwickelung spielen.

In einer viel grösseren Uebereinstimmung sind unsere Resultate mit den von Froriep in dem Studium der Entwickelung des Rindenschädels erhaltenen; leider hatte ich nicht so frühe Stadien wie dieser Forscher zur Verfügung, so dass ich die Occipitalregion im primitiven Zustande nicht verfolgen konnte.

Mein Embryo A befand sich zweifelsohne im Uebergangsstadium Froriep's; ich konnte in demselben den Occipitalwirbel durch die Verknorpelung seiner paarigen Körpermassen und durch seine lateralwärts hervorspringenden Bogenhälften von der vorknorpeligen Körpermasse und der verschwindend kleinen Bogenmasse des ungegliederten Abschnittes unterscheiden; doch ist die Sonderung zwischen den Bogenmassen der beiden Abschnitte durchaus nicht vollkommen; beide gehen an der äusseren Seite der Hypoglossuswurzeln ineinander über; dadurch wird die Anlage des Canalis hypoglossi gebildet.

Im scheinbar ungegliederten Abschnitte, der von Froriep als aus Verschmelzung von drei Wirbeln herrührend betrachtet wurde, konnte ich die Einziehung der Oberfläche, welche dieser Forscher für eine Andeutung an die ursprüngliche Gliederung hält, nicht beobachten.

Die Zahl der Hypoglossuswurzeln betrug drei, sowohl in dem eben besprochenen Embryo, wie in dem von 12 mm und in dem von 14 mm Körperlange; Chiarugi fand ebenfalls in einem menschlichen 13,5 mm langen Embryo die Anwesenheit von 3 Hypoglossuswurzeln.

Später verschmelzen die beiden kleineren cranialen Wurzeln zu einer einzigen, welche lange Zeit hindurch von der caudalen getrennt bleibt.

Die Resultate, welche ich bis jetzt auseinandergesetzt habe, sind nur eine Bestätigung für den Menschen von dem, was Froriep beim Rinde beobachtet hatte.

Etwas Neues und, wie mir scheint, Interessantes, ergiebt sich aus den Reconstructionen; in allen meinen Modellen habe ich an der äusseren Seite der Portio lateralis eine mächtige Querleiste, zu deren Zusammensetzung grösstentheils der Bogen des Occipitalwirbels, nur sehr wenig die Bogenmasse des scheinbar ungegliederten Abschnittes beiträgt, beobachtet, und auch in einem ziemlich älteren Stadium (im Embryo C) kann man im Modelle die Betheiligung der Bogenmasse des ungegliederten Abschnittes an der Zusammensetzung der Querleiste wahrnehmen; in der That kann der Kamm, welcher im Embryo C sich an der äusseren Seite des Canalis condyloideus befindet, und sich in die Querleiste fortsetzt, nur als Bogenmasse des ungegliederten Abschnittes gedeutet werden.

Auf eine derartige grosse Ausbildung der Bogenmassen, besonders in späteren Stadien, weist Froriep gar nicht hin; nach diesem Forscher ragen die Bogenmassen mit dem Fortschreiten der Entwickelung so wenig seitwärts hervor, dass sie von der Körpermasse, nur durch die jüngere Beschaffenheit des Gewebes, unterscheidbar sind. — Vielleicht wenn er mit der Born'schen Reconstructionsmethode gearbeitet hätte, wären unsere Resultate auch in diesem Punkte in Uebereinstimmung gewesen.

Die Querleiste, welche die Bogenmassen darstellt, verknorpelt spät; wir finden sie noch bindegewebig in einer Epoche — im Embryo B —, in der die Körpermasse des Occipitalwirbels mit der des ungegliederten Abschnittes in eine einzige knorpelige, kolbenförmige Masse zusammengeschmolzen sind. — Die Verknorpelung der Querleiste schreitet dorsal-ventralwärts fort; sogar im Embryo C ist ihre untere Kante noch bindegewebig.

Deswegen bleibt mir die Behauptung Jacoby's unverständlich, dass die Portiones laterales aus reiferem Knorpel als das Mittelstück, in dem von ihm untersuchten Embryo, zusammengesetzt waren; auch in meinem Embryo D, der viel älter als der Jacoby'sche war, sah der Knorpel der Portiones laterales viel jünger, als der des Mittelstückes aus.

Auch in späteren Stadien ist die Querleiste noch erkenn-

bar, aber hebt sich nicht mehr so scharf ab; dazu hat besonders das Wachsthum in ventraler Richtung der mit der Querleiste verschmolzenen Gehörkapsel beigetragen, in Folge dessen die beiden Anlagen in demselben Niveau sich befinden. — Die Querleiste wird im knöchernen Schädel zum Processus jugularis.

Wenn wir noch einen Blick auf das letzte Schicksal dieser Bestandtheile werfen, so sehen wir, dass die Condylen des Occipitale, welche im knöchernen Schädel eine viel grössere Ausbildung als im knorpeligen erreichen, vom Körper des Occipitalwirbels herkommen, weil, wie wir öfter hervorhoben, derselbe den caudalsten Abschnitt des Mittelstückes darstellt; wenn diese Vermuthung bestätigt werden könnte, würde die Portio basilaris nur dem scheinbar ungegliederten Abschnitte des embryonalen Schädels entsprechen.

Die durch frühzeitige Verwachsung der Occipital-Schuppe und des schuppenförmigen Fortsatzes der Ohrkapsel entstandene Squama entspricht der Parietalplatte Jacoby's, welche schon in meinem Embryo C einen dorsalen Verschluss aufwies. Die einzigen Forscher, die einen solchen beschrieben haben, sind Bessel-Hagen und Jacoby. Ich stimme mit Jacoby in der Vermuthung überein, dass die Existenz der Squama eine sehr vergängliche ist; ich habe sogar bemerkt, dass ein grosser Theil von derselben, der vordere, der Reduction entgegengeht, noch bevor er in Knorpel umgewandelt ist.

Ich meine, dass weder ihre Entwickelung, noch ihre Reduction gleichzeitig stattfinde, sondern dass während dorsalwärts und cranialwärts früh angelegte Theile sich reduciren, neue ventralwärts und caudalwärts angelegt werden.

Um davon sich zu überzeugen, genügt es meine Modelle B, C, D mit dem Jacoby'schen und dem Hertwig'schen zu vergleichen: im Modelle B ist am meisten der schuppenartige Fortsatz der knorpeligen Gehörkapsel entwickelt, im Modelle C ist sie schon reducirt, dagegen ist die Occipitalschuppe und das mediale dorsale Blastem-Band stark nach oben entwickelt; aus der Abbildung Jacoby's ergibt sich sehr deutlich, dass in seinem Embryo die Schuppen mehr caudalwärts und ventralwärts, als nach oben sich ausbreiten; in meinem Modelle D liegt das dorsale Band mehr ventralwärts; dadurch wird der Abstand zwischen unterem Rande der Squama und caudalem Rande des Mittel-

stückes des Occipitale, welcher den longitudinalen Durchmesser des Foramen occipitale magnum darstellt, allmählich reducirt.

Im Hertwig'schen Modelle (Fig. 405 seines Handbuches) ragen die Squamae noch weniger in die Höhe, mehr dagegen in die Tiefe, so dass das Foramen occipitale magnum noch kleiner geworden ist — selbstverständlich ist sein Umfang verhältnissmässig noch immer viel grösser als im knöchernen Schädel. — Ich glaube, dass in diesem letzten Embryo alle vorübergehenden Schuppen verschwunden sein sollen, und dass nur die definitiven, welche verknöchern sollen, zurückbleiben.

Sphenoidalregion.

Ich habe schon hervorgehoben, dass die Anlage dieser Gegend gesondert von der des Occipitale erscheint, aber dass sie sehr frühzeitig, wenigstens früher als die übrigen mit ihm verschmilzt; ebenfalls versuchte ich zu beweisen, dass sie sich später als die Occipitalregion bildet, oder wenigstens dass sie sich später differenzirt.

Ihre Bestandtheile werden, der Reihe nach in caudo-cranialer Richtung angelegt; und in Folge dessen fängt auch ihre Differenzirung und Vergrösserung caudal an und schreitet allmählich cranialwärts fort.

In der That, indem im Embryo B der caudalste Theil des Keilbeinkörpers knorpelig und im Verhältniss zu den übrigen Regionen des Schädels, von beträchtlichem Umfange ist, sind der Boden der Sella turcica und die Regio chiasmatis verschwindend klein und aus jungem Gewebe zusammengesetzt. — Im Stadium des Modelles B, erreicht dieser caudale Theil des Sphenoides (sphenoidaler Abschnitt des Clivus) seine höchste Grösse, von da aus reducirt er sich in seinem longitudinalen Durchmesser und verändert seine Form von keulenförmiger in eine quadratische; nur in späteren Stadien setzt er sein Wachsthum fort, aber im Verhältniss zu den übrigen Theilen des Schädels äusserst langsam.

So sehen wir also, dass die beiden, den zukünftigen Clivus Blumenbachii bildenden, Anlagen — die occipitale und sphenoidale — folgende analoge Merkmale zeigen: frühzeitige Differenzirung und Wachsthum, welches in beiden früh aufhört.

Betreffs der Art der Entstehung der Sattellehne weise ich

auf die Beschreibung der Embryonen hin; nur werde ich hier erwähnen, dass sie aus dem eben besprochenen sphenoidalen Theile des Clivus entsteht, aber dass sie sich später als dieser differenzirt.

Der craniale Abschnitt des Keilbeinkörpers wird nicht nur durch seine späte Differenzirung charakterisirt, sondern auch durch die Thatsache, dass in frühen Stadien derselbe durch das kernreiche Bindegewebe, welches den Hypophysencanal umgiebt, in zwei paarige Anlagen getrennt wird; doch glaube ich mich nicht berechtigt daraus zu schliessen, dass der Boden der Sella turcica paarigen Ursprunges sei; seine scheinbare Paarigkeit ist mit der Anwesenheit des Hypophysenganges, in einem Stadium, in dem die bindegewebige Sella ringsum schon angelegt ist, in einem ursächlichen Zusammenhange, so dass die vorknorpelige Differenzirung später in der Mitte als an der Peripherie eintritt. — In folgenden Perioden wird das Bindegewebe, welches den Hypophysengang umgiebt, sehr langsam von Vorknorpel, und endlich von 'Knorpel ersetzt.

Aber nicht nur Clivus und Sella, sondern alle Bestandtheile des Sphenoides treten in sehr verschiedenen Zeitabschnitten auf; ich werde ihre Reihenfolge darlegen:

Sphenoidaler Theil des Clivus, Sella, Sattellehne, Alae temporales, Regio chiasmatis, caudaler Abschnitt der Alae orbitales und zuletzt der craniale, schuppenartige Theil der orbitalen Flügel.

Ziemlich befremdend scheint mir die Thatsache, dass die orbitalen Flügel ebenso wie der äussere Abschnitt der temporalen Flügel aus Anlagen, die gesondert vom Keilbeinkörper erscheinen und lange Zeit getrennt bleiben, entstehen.

Wenn alle Bestandtheile des Sphenoides angelegt sind — und dies ereignet sich spät —, setzt sich ihre Entwickelung ungemein rasch fort; um sich davon zu überzeugen, genügt es, die Regio chiasmatis und die Alae orbitales in den Embryonen C und D zu vergleichen.

Die Regio chiasmatis befindet sich beim Embryo C auf demselben Niveau als die Sella; in Folge dessen hat die Hypophyse keine craniale Begrenzung; später durch Erhebung des vor der Hypophyse gelegenen Abschnittes des Sphenoides entsteht dicht vor der Hypophyse das Tuberculum sellae; ein Bild, welches sehr an die Form des fertigen Schädels erinnert.

Betreffs der Alae orbitales konnte ich bei meinem Embryo D den Befund Jacoby's, dass sie grösser als die temporales waren, bestätigen — ein Verhalten, welches sich bei niederen Säugethieren das ganze Leben hindurch erhält —; ich will aber bemerken, dass bei meinen jüngeren Embryonen B und C das gegenseitige Verhalten der beiden Flügel identisch dem des knochigen Schädels des Menschen war, weil in denselben der sich so rasch entwickelnde schuppenartige, craniale Abschnitt der orbitalen Flügel, welcher auch Orbitalplatte benannt wurde, und später sich theilweise rückbildet, noch nicht angelegt war.

Das von Jacoby beobachtete und von mir beim Embryo D bestätigte Hervorspringen der orbitalen Flügel durch zwei Wurzeln, durch die der Opticus geht, ist sicher kein primäres Verhalten, weil bei den jüngeren Embryonen der Stiel immer ein einziger war; nur spät, wenn der caudale, sichelförmige Abschnitt der Alae orbitales (Fig. IV—*l*) an Grösse zunimmt, findet eine Verwachsung zwischen cranialem Ende der Sichel und der Seitenwand des Ethmoides statt.

Die Orbitalplatten enden caudalwärts mit einem kleinen Fortsatze (Fig. VII—*Ft*), der nach Jacoby einen Rest, der bei niederen Säugethieren stattfindenden Verbindung mit den Parietalknorpelplatten, darstellen würde.

Ich konnte nie die von Jacoby beschriebene Brücke zwischen temporalen Flügeln und Gehörkapsel wahrnehmen.

Wenn wir die Entwickelung des Sphenoides beim Menschen mit den darüber bei niederen Säugethieren erhaltenen Befunden vergleichen, so sehen wir, dass keine Analogie zwischen den beiden Vorgängen aufgestellt werden kann; bei den letzteren entsteht das Sphenoid theilweise aus dem cranialen Abschnitte der Parachordalia, theilweise aus den Trabeculae cranii. — Ich brauche kaum zu erwähnen, dass in meinen Befunden gar nichts an die als Trabeculae beschriebenen Gebilde erinnert; vor allem ist die Anlage des Sphenoides durchaus unpaarig; ferner ist sie weder gekrümmt, noch in einer tieferen als die Occipitalanlage gelegenen Ebene.

Ethmoidalregion.

Die Anlage des Ethmoides tritt spät hervor, ungefähr gleichzeitig wie die des cranialen Abschnittes des Sphenoides, aber differenzirt sich und vergrössert sich sehr rasch.

Der vordere Theil der Nasenkapsel entsteht später als das Ethmoid und hat dieselbe Form wie die fertige Nasenscheidewand und die äusseren Nasenknorpel.

Gehörkapsel.

Ich werde hier nicht alle Verbindungen, denen die Gehörkapseln entgegengehen, wiederholen; es genügt mir hervorzuheben, dass ihre erste Anlage zweifelsohne ursprünglich isolirt ist und dass die zwischen derselben und den benachbarten Anlagen eingetretenen Verbindungen sehr spät zu einer innigen Verschmelzung werden.

Die Gehörkapseln ebenso wie der Sphenoides differenziren sich nicht in ihrem ganzen Umfange gleichzeitig, sondern das geschieht allmählich, der Reihe nach, in ihren verschiedenen Bestandtheilen.

Und in der That ergibt sich aus meiner Beschreibung, dass in einer Periode der Entwickelung die Bogengänge und Vestibulum im Vorknorpel und theilweise auch im Knorpel eingeschlossen sind, die Schneckenkapsel dagegen rein bindegewebig ist. Auf das frühzeitige Auftreten und Verschwinden des schuppenartigen Fortsatzes der knorpeligen Gehörkapsel, bevor die Squama des Occipitale sich weit entwickelt hat, habe ich schon hingedeutet; ihre Reste verschmelzen mit den Occipitalschuppen.

Ich habe schon in der Einleitung hervorgehoben, dass die Verknorpelung des Gewebes, welches Bogengänge und Vestibulum umgibt, ungemein langsam vor sich geht; sie schreitet von aussen gegen innen und dorsal-ventralwärts fort, so dass der innere und der ventrale Abschnitt immer aus jüngerem Gewebe als der äussere und der dorsale besteht.

Ferner hat der Vorknorpel in diesem Gebiete ein ganz eigenartiges Gepräge, welches ihn von allen anderen unterscheidet: er ist kernarm, seine Grundsubstanz ist schwach färbbar. — Und auch der Knorpel sieht etwas verschieden als der von den anderen Regionen aus: seine Kerne bleiben in allen Stufen der Entwickelung — auch in einem 38 mm langen Embryo — relativ klein und dichtgedrängt.

Eine andere, die Differenzirung dieses Gewebes betreffende Beobachtung, welche von denen meiner Vorgänger in diesem Gebiete abweicht, habe ich gemacht. — Nach der Boettcher-

schen Beschreibung, welche die eingehendste darüber ist, sondert sich das Bindegewebe, welches die epithelialen Canäle umhüllt, in zwei Schichten: eine innere, welche arm an Zellen und reich an Zwischensubstanz ist, und der gallertartigen Modification des Bindegewebes anzureihen ist; eine äussere, welche sich früher in Vorknorpel und dann in Knorpel umwandelt.

Nach meinen Beobachtungen geht das Bindegewebe der Ohrkapseln der Verknorpelung entgegen, ohne dass eine Sonderung in demselben stattfindet; der Vorknorpel umhüllt die epithelialen Canäle direkt.

Nur später fängt der Vorknorpel in der Nähe der Canäle sich zurückzubilden an und wandelt sich in die von Boettcher beschriebene Gallerte um; an der Peripherie dagegen entwickelt sich derselbe weiter. Ueber die Schneckenkapsel habe ich gar nichts Neues zu bemerken; ihre späte Differenzirung soll nicht befremdend erscheinen, wenn man bedenkt, dass die häutige Schnecke sich am letzten ausbildet.

Chorda dorsalis.

Der erste, welcher das Verhalten der Chorda im menschlichen Schädel durchprüfte, war H. Müller; dieselbe befindet sich nach den Angaben dieses Forschers, bei 4 monatlichen Embryonen, in einer Rinne an der dorsalen Fläche des Basilarknorpels; dann vertieft sie sich in demselben und zieht an der unteren Fläche des Knorpels im Perichondrium, hin; über die letzte Thatsache war Müller selbst nicht sicher, weil die Chorda schwer erkennbar war; weiter vorn verlief die Chorda durch den Knorpel ventral-dorsalwärts.

Dursy in einem 7,5 mm langen Embryo beschreibt die Chorda als einen Bogen, welcher den Knochenkern des Körpers des Occipitale ventralwärts durchzieht.

Kölliker bestätigt die Angaben Müller's; er konnte auch nicht die Chorda in ihrem Verlaufe durch das Perichondrium verfolgen.

Den Nachweis des continuirlichen Zusammenhanges des Kopftheiles der Chorda gab uns His, jedoch nur für Embryonen des 1. Monates (7—7,5 mm).

Froriep untersuchte das Verhalten der Chorda bei menschlichen Embryonen von verschiedenem Alter (von 17,5 bis 88 mm). — Dieser Forscher ist zum Schlusse gekommen, dass von der

Mitte des zweiten Monates ab die Chorda, nachdem sie eine ganz kurze Strecke lang den hintersten Abschnitt des Basilarknorpels durchzogen hatte, in dem weiteren Abschnitte, der dem mittleren Drittel des Sphenooccipital-Knorpels entspricht, nicht im Knorpel, sondern im retropharyngealen Bindegewebe verläuft; später rückt sie immer dorsalwärts, bis sie der dorsalen Oberfläche des Basilarknorpels aufliegt.

In meinem Embryo A — und auch in dem von mir nicht ausgenutzten 12 mm langen Embryo, in welchem die 60 µ starke Chorda gut conservirt war — hatte ich Gelegenheit, viel frühere Stadien der Entwickelung der Chorda zu untersuchen, und so konnte ich dadurch die Frage, welche Froriep offen gelassen hatte, ob die erste Anlage des Knorpels unabhängig von der Chorda entstehe, oder ob dieselbe vorher von Knorpel umgeben sei, und erst später von derselben frei werde, entscheiden. — In jenen Embryonen — der eine war 12, der andere etwa 14 mm lang — war die Chorda längs der ganzen Occipitalanlage, in der medialen Bindegewebsschicht (Textfig. 2), welche die paarigen Occipitalanlagen trennt, gelegen; sie kommt dadurch in eine echte von Knorpelgewebe gebildete Rinne zu liegen, und sie wird von der dorsalen Oberfläche des Occipitale nur durch spärliches Bindegewebe getrennt. — Unmittelbar vor dem caudalen Ende des noch sehr wenig differenzirten Sphenoides tritt sie aus dem Vorknorpel heraus und zieht im retropharyngealen Bindegewebe, in einer gewissen Entfernung von dem Sphenoid, hin.

Im Embryo B habe ich ein Verhalten, welches von dem von Froriep beschriebenen nicht so viel abweicht; indessen tritt die Chorda nicht unmittelbar vor dem Sphenoid, sondern 0,25 caudalwärts von dem caudalen Ende desselben heraus — der ganze Occipitalknorpel ist in diesem Embryo 1,1 mm lang —; von da aus verläuft sie vorher im Perichondrium, dann im retropharyngealen Bindegewebe, um endlich im Knorpel der Sella zu endigen.

Ich kann also von dem, was Froriep unentschieden gelassen hatte, den Nachweis geben, dass die Chorda in den ersten Stadien der Entwickelung das Occipitale in seiner ganzen Länge durchzieht und wird dadurch die Vermuthung Froriep's, dass die Schädelbasis unabhängig von der Chorda entstehe, für die Occipitalregion als unrichtig erwiesen.

Das spätere Freiwerden der Chorda, ein Vorgang, welcher beim Embryo B in ihrem cranialen Ende schon angefangen hatte, kann durch Umlagerung des Knorpelgewebes (Resorption und Apposition) erklärt werden; und Froriep selbst giebt die Möglichkeit eines derartigen Vorganges zu.

In meinen Embryonen C und D war der Verlauf der Chorda mit dem von Froriep beschriebenen, in Einklang; beim Embryo G, den man mit dem Embryo I Froriep's vergleichen könnte, durchschneidet sie das Occipitale nur 0,45 mm lang und ist in ihrem übrigen Verlaufe vom Knorpelgewebe frei.

Im Embryo D konnte ich die von jenem Forscher im Verlaufe der Entwickelung beobachtete Verschiebung der Chorda gegen die dorsale Fläche des Knorpels bestätigen; es ist ihre Austrittstelle aus dem Knorpel 0,7 mm vom caudalen Occipitalrande entfernt, ein Verhalten, welches sich dem Befunde an dem 34 mm langen Embryo Froriep's nähert.

Es scheint mir, dass die von mir festgestellte Thatsache, dass das Occipitale in den ersten Stadien der Entwickelung in direkter Abhängigkeit von der Chorda ist, mit den zahlreichen anderen, von Froriep und mir entdeckten, welche für eine Gliederung der Occipitalregion sprechen, in Zusammenhang gebracht werden kann und eine neue Stütze zur Wirbeltheorie der Occipitalregion liefert; um so mehr, als die Lage der Chorda in der Occipitalregion, zwischen den paarigen Körpermassen der Occipitalwirbelanlagen, identisch ist mit der, welche dieselbe in der cervicalen Wirbelsäule hat. Der Keilbeinkörper dagegen, dessen Entwickelung keine Spur von Aehnlichkeit mit der der Wirbel darbietet, entsteht vollkommen unabhängig von der Chorda.

Bemerkenswerth scheint mir ferner, dass das allmähliche, mit dem Fortschreiten der Entwickelung stattfindende, Freiwerden der Chorda vom Occipitalknorpel mit der Verschmelzung der Wirbelanlagen der Occipitalregion zusammenfällt. — Man kann also den Satz aufstellen, dass sobald das Occipitale seinen vertebraten Charakter einbüsst, es keinen Zusammenhang mehr mit der Chorda hat. — Der Beweis, dass von der ganzen Schädelbasis nur das Occipitale sich in Abhängigkeit von der Chorda entwickelt, liefert uns einen neuen Grund zur Modification des Gegenbauer'schen Satzes, dass der vertebrale Abschnitt des Schädels dem chordalen entspreche, in den Froriep'schen Satz, dass

die Occipitalregion als ein spinaler Theil, die der Trigeminus- und Vagusgruppe entsprechende Region, als ein pseudovertebraler Theil, das ist als ein segmentaler, aber keine Wirbelanlagen aufweisender Theil zu betrachten sei.

Ich brauche kaum zu erwähnen, wie übereinstimmend die Resultate aller Forscher darin sind, dass der cranialste Abschnitt der Chorda, in allen Entwickelungsstadien, den Boden der Sella turcica von unten nach oben durchzieht. Auch in Betreff des vorderen Chordaendes stimmen meine Angaben mit denen Froriep's überein; in meinem Embryo A war dasselbe 0,25 mm, im Embryo B 0,2 mm, im Embryo C 0,22 mm, im Embryo D 0,3 mm von der Hypophyse entfernt.

Daraus ergibt sich die Thatsache, dass der Abstand zwischen vorderem Chordaende und dorsaler Fläche des Bodens der Sella, durch das Wachsthum, unbedeutend zunimmt; und da die Vergrösserung des Bodens der Sella sehr beträchtlich ist, so scheint mir der Schluss berechtigt, dass das vordere Chordaende allmählich dorsalwärts verschoben wird.

Befremdend scheint mir die Behauptung Jacoby's, dass die Chorda kurz vor dem freien Rande der Sattellehne ihr Ende findet, weil weder in den Froriep'schen, noch in meinen Embryonen dies der Fall war. — Die Beziehungen der Chorda zum Boden der Sella turcica sind weder mit denen zum Occipitale, noch mit denen zu den Wirbeln zu vergleichen; es scheint mir, dass in diesem Falle keine Thatsache zu Gunsten eines Zusammenhanges zwischen der Anwesenheit der Chorda und der Entwickelung der Sella spreche.

Die besondere Lage dieses Abschnittes der Chorda wird vielleicht durch andere Faktoren, nach einigen Forschern durch die Entwickelung der Hypophyse, verursacht; aber dies ist eine specielle schwere Frage, über die eine umfangreiche Literatur existirt und deren Erörterung mich zu weit von dem Ziele meiner Untersuchungen führen würde.

Ueber die Structur der Chorda decken sich meine Befunde mit denen Mihalkowicz's und Froriep's vollständig. — In den jüngsten Embryonen lagen die in Säulen angeordneten Zellen im ganzen Verlaufe der Chorda dicht an der Scheide. — In den älteren Embryonen dagegen, in denen Occipitale und Sphenoid schon verknorpelt waren, füllen die Zellen in der

Strecke der Chorda, welche im Knorpel hinzieht, die Chordascheide nicht aus; dagegen wo die Chorda im Blastem oder im Bindegewebe verläuft, sieht sie identisch wie in den jüngeren Embryonen aus. — Dadurch wird am besten bewiesen, dass diese so viel besprochene unvollkommene Ausfüllung der Chordascheide nur der Fixirung zugeschrieben werden kann; bei derselben hängt die Scheide fest an dem Knorpel, sodass sie von den sich schrumpfenden Zellen getrennt wird. — Die Erklärung Jacoby's darüber stimmt im Wesentlichen mit meiner überein. — Der Durchmesser der Chorda nimmt mit dem Wachsthum des Embryos allmählich ab; von 60 µ im 12 mm langen Embryo bis 35 µ. — Ob ihr Durchmesser kleiner innerhalb des Knorpels ist, möchte ich bei der stattfindenden Schrumpfung nicht entscheiden.

Im Allgemeinen war derselbe innerhalb des Occipitale viel grösser als innerhalb des Sellabodens.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die ersten Anlagen des knorpeligen Primordialcraniums des Menschen treten in der Form von getrennten Gruppen von dichtgedrängten Bindegewebszellen, im lockeren Bindegebe, welches das häutige Primordialcranium darstellt, auf; es giebt eine gewisse Homologie zwischen dieser Sonderung in Zellgruppen und der zukünftigen in Knochen.

2. Es kann keine Homologie zwischen diesen Anlagen vom Menschenschädel und denen bei Säugethieren beschriebenen (Parachordalia, Trabeculae) aufgestellt werden.

3. Die Anlagen erhalten sich auch nach ihrer Umwandlung in Knorpel durch eine Perichondriumschicht scharf getrennt. — Nur kurz vor der Zeit, in der das Chondrocranium seine höchste Entwickelung erreicht hat, tritt eine Zusammenschmelzung zwischen allen Anlagen ein; und da nur wird das Chondrocranium zu einem einheitlichen Ganzen.

4. Die bindegewebigen Schädelanlagen treten nicht alle gleichzeitig auf; am frühesten die des Occipitale; dieser folgt die des Sphenoides und der Gehörkapseln, am letzten die des Ethmoides.

5. Die Differenzirung dieser Anlagen in Knorpel geht nicht in allen mit gleicher Schnelligkeit vor sich — gewöhnlich

hat sie einen schnelleren Verlauf in den am spätesten angelegten Theilen — und hat charakteristische Merkmale in jeder derselben. — In der Occipitalregion findet sie sehr rasch, fast gleichzeitig in ihrer ganzen Ausdehnung statt; in den anderen dagegen fängt sie an einer bestimmten Stelle mit einer Art Verknorpelungskern an, und verbreitet sich von da aus gleichmässig.

6. Die Vergrösserung der Anlagen schreitet sehr rasch während ihrer Differenzirung, äusserst langsam später, fort.

7. Die Entwickelung der Occipitalregion bietet eine sehr grosse Aehnlichkeit mit der der Wirbelsäule dar. — Vor allem sind in derselben die histologischen Merkmale des Verknorpelungsvorganges verschieden von denen aller anderen Schädelabschnitte, identisch mit denen der Wirbelsäule.

Ferner sind in derselben eine sehr deutliche Wirbelanlage (Occipitalwirbel), die durchaus paarigen Ursprungs ist und cranialwärts ein Abschnitt, welcher einige der Entwickelung der Wirbel eigene Charaktere darbietet, und der wahrscheinlich aus der Verschmelzung von einigen Wirbelanlagen, deren Zahl ich nicht bestimmen konnte, entsteht, zu sehen.

Drittens ist die Occipitalregion, ebenso wie die Wirbelsäule in den ersten Stadien der Entwickelung mit der Chorda in Zusammenhang; denn gleichzeitig mit ihrer Differenzirung wird die Chorda vom Knorpel frei.

Durch alle diese Thatsachen wird dem Froriep'schen Satze, dass die Occipitalregion den echten spinalen Abschnitt des Schädels darstellt, eine Bestätigung für den Menschen gegeben.

8. Die paarigen Anlagen des Körpers des Occipitalwirbels werden zu den Condylen des Occipitale, der scheinbar ungegliederte Abschnitt zur Portio basilaris, der laterale Theil des Bogens des Occipitalwirbels zum Processus jugularis.

9. Die Form der vorknorpeligen Anlagen entspricht nicht immer der der knorpeligen; nicht selten gehen Theile von denselben der Resorption entgegen. — Doch die grossen in der Entwickelung des Schädels eintretenden Umgestaltungen sind hauptsächlich auf die erhebliche Lageveränderung des Occipitale und des Sphenoides zu beziehen. Der Boden der Sella turcica ist der einzige Abschnitt vom ganzen Schädel, welcher seine ursprüngliche Lage während der ganzen Entwickelung behält.

Ich will noch die angenehme Pflicht erfüllen, Hern Geheimrath Prof. Hertwig für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit und für die Ueberlassung des Materiales dazu, ebenso den Herren Professoren Landau und Nagel, sowie Herrn Privatdocent Pick, von welchen das anatomisch-biologische Institut manchen werthvollen menschlichen Embryo erhalten hat, meinen tiefsten Dank auszusprechen.

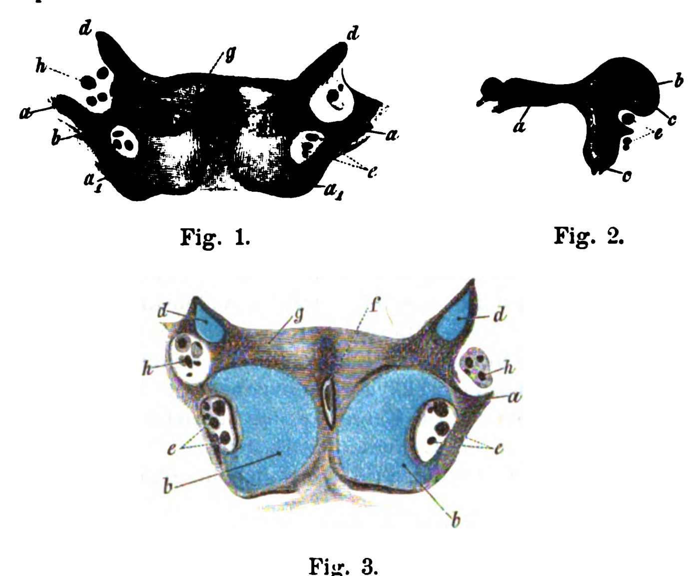


Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 3.

Literatur-Verzeichniss.

1. Bessel-Hagen, Vorläufige Mittheilung über die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Occiput und der abnormen Bildungen des Occipitis. Monatsschrift d. Kgl. preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1879.
2. A. Boettcher, Ueber Entwickelung und Bau des Gehörlabyrinthes. Nach Untersuchungen an Säugethieren. Verhandl. d. Kaiserl. Leop. Carol. Acad. Bd. XXXV.
3. G. Chiarugi, Contribuzione allo studio dello viluppo dei nervi encefalici ecc. Pubblicaz. del R. Istit. di Studi sup. Firenze 1894.
4. F. Decker, Ueber den Primordialschädel einiger Säugethiere. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 38. 1883.

5. E. Dursy, Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. Tübingen 1869.
6. A. Froriep, Kopftheil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. Beitr. zur Anat. u. Embryol. als Festgabe für Jacob Henle. Bonn 1882.
7. A. Froriep, Ueber ein Ganglion des Hypoglossi und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anatom. Abth. 1882.
8. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion.
I. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1883.
II. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1886.
9. E. Gaupp, Beiträge zur Morphologie des Schädels. Morphol. Arb. Bd. 2 u. 3. 1893–94.
10. C. Gegenbauer, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Drittes Heft: Das Kopfskelet der Säugethiere. Leipzig 1872.
11. A. Hannover, Primordialbrusken og dens Forbeningi det menneskelige Kranium før fødselen — Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter — (Table des Matiéres en francais). Kjobenhaven 1880.
12. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Jena 1898.
13. W. His, Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880—82.
14. Jacoby, Ein Beitrag zur Kenntniss des menschlichen Primordialcraniums. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44. 1895.
15. Th. v. Kölliker, Grundriss der Entwickelungsgeschichte. Leipzig 1884.
16. V. v. Mihalkovics, Wirbelseite und Hirnanhang. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. 1875.
17. H. Müller, Ueber das Vorkommen von Resten der Chorda dosalis bei Menschen nach der Geburt. Zeitschr. f. rat. Med. III. Reihe, Bd. II. 1858.
18. v. Noorden, Beitrag zur Anatomie der knorpeligen Schädelbasis menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1887.
19. W. K. Parker, On the Structur and Developpement of the Skull of the Pig. Philosophic. Trans. 1874.
20. Rathke, Entwickelungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
21. H. Spöndli, Ueber den Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Zürich 1846.
22. Ph. Stöhr, Zur Entwickelungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschrift f. wissensch. Zool. B. 33. 1879.
23. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.
24. Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfskelets der Teleostier. Festschr. d. medic. Facultät Würzburg. Leipzig. 1882.
25. H. Strasser, Morpholog. Jahrbuch V. 1879.

26. H. Winza, Ueber einige Entwickelungsveränderungen in der Gegend des Schädelgrundes bei den Säugethieren. Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. Juli p. 326—337. 1895.

Erklärung der Abbildungen im Text.

In den Fig. 1, 2, 3 wurde das Knorpelgewebe blau gezeichnet, alles übrige schwarz; alle drei wurden mit Leitz Oc. O. Reichert, Obj. 7a gezeichnet und um ein Drittel verkleinert.

Fig. 1. Aus einem Querschnitte durch die Occipitalregion vom Embryo A; in ihm sind Mittelstück und Portiones laterales zu sehen.

- *a* — Hervorragende Bogenhälfte des Occipitalwirbels.
- a_1 — Bogenmasse des scheinbar ungegliederten Abschnittes.
- *b* — Wirbelkörper des Occipitalwirbels.
- *d* — Hervorragende Bogenhälfte des Atlas.
- *e* — Querschnitte der Wurzeln des Hypoglossus, die sich innerhalb der Canales Hypoglossi befinden.
- *g* — Bindegewebe, welches sich zwischen Occipitale und Atlas befindet, und später zum Ligam. suspens. dentis wird.
- *h* — Querschnitt des ersten Spinalnerven.

Fig. 2. Aus einem Querschnitte durch den dorsalsten Abschnitt der Occipitalregion vom Embryo B, in welchem nur die Portio lateralis zu sehen ist.

- *a* — Hervorragende Bogenhälfte des Occipitalwirbels.
- *b* — Verknorpelte Bogenmassen des gegliederten und ungegliederten Abschnittes.
- *c* — Perichondrium-Schicht.
- *e* — Querschnitt der Hypoglossuswurzeln.

Fig. 3. Aus einem Querschnitte durch die Occipitalregion des Embryos B.

- *a* — Bindegewebige Bogenmassen, die an dieser Höhe sehr reducirt sind.
- *b* — Kolbenartige, paarige Knorpelmassen, die aus der Zusammenschmelzung des gegliederten und ungegliederten Abschnittes herkommen.
- *d* — Verknorpelter Abschnitt vom Wirbelbogen des Atlas.
- *e* — Hypoglossus-Wurzel, die im Hypoglossus-Canal enthalten sind.
- *f* — Chorda dorsalis, deren Chordascheide sehr gut sichtbar ist.
- *g* — Bindegewebe, welches Atlas und Occipitale trennt und zum Ligam. suspens. dentis wird.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX.

Die Fig. I—VIII sind Photographien von den 4 durch Reconstruction des knorpeligen und vorknorpeligen Schädels erhaltenen Wachsmodellen.

Fig. I. Schädel vom Embryo A, 40fach vergrössert, von vorne und ein wenig von der Seite photographirt.

a — Querleiste, welche von der hervorragenden Bogenhälfte des Occipitalwirbels zusammengesetzt wird.
b — Kolbenartige Wulst, welche die Körpermasse des gegliederten Abschnittes darstellt.
c — Hervorragende Bogenhälfte des Atlas.
d — Id. des Epistropheus.
e — Mediale (bindegewebige) Rinne.
f — Cranialer, dünner Abschnitt des Mittelstückes.
g — Brücke, welche Occipital- und Sphenoidal-Anlage verbindet.
h — Anlage des Corpus sphenoidis.
i — Canales hypoglossi.
k — Anlage der Alae temporales.

Fig. II. Schädel vom Embryo B, 20fach vergrössert, von vorne photographirt.

a — Querleiste wie im Embryo A, die sich viel mächtiger entwickelt hat.
b — Mittelstück des Occipitale.
e — Portio lateralis occipitalis.
c — Squama occipitalis.
d — Brücke, welche Occipitale und Sphenoides verbindet.
f — Caudaler Abschnitt des Sphenoides (sphenoidaler Abschnitt des Clivus).
g — Sella turca.
k — Canal für den Hypophysenstrang.
h — Regio chiasmatis.
t — Alae temporales.
l — Alae orbitales.
m — Kapsel für Bogengänge und Vestibulum.
n — Sichelförmige Anlage der Schneckenkapsel.
o — Knickungsstelle des Meckel'schen Knorpels.
p — Absteigende Schenkel des Meckel'schen Knorpels.

Fig. III. Dasselbe Modell wie in Fig. II. Seitenansicht und von unten gesehen.

a — Querleiste wie in Fig. I und II.
b — Ventrale convexe Fläche des Mittelstückes.
c — Squama occipitalis.
d — Portio lateralis occipitalis.
t — Alae temporales.

n — Anlage der Schneckenkapsel.
o und *p* — Meckel'sche Knorpel wie oben.

Fig. IV. Schädel vom Embryo C, 20fach vergrössert, von vorne aus und ein wenig von der Seite photographirt.

a — Caudaler, concaver Abschnitt des Mittelstückes des Occipitale.
b — Cranialer, flacher Abschnitt des Mittelstückes des Occipitale.
c — Sphenoidaler Abschnitt des Clivus.
e — Squama occipitalis.
e_1 — Dorsaler Verschluss der Squamae.
f — Portio lateralis occipitis.
g — Verbindung zwischen Occipitale und Gehörkapsel.
h — Sella turca.
h_1 — Regio chiasmatis.
i — Innerer Vorsprung der Alae temporales.
k_1 und k_2 — Aeussere Vorsprünge derselben.
l — Sichelförmige Alae orbitales.
m — Crista galli.
n — Lamina perpendicularis ethmoidis.
o — Seitenwand des Ethmoides.
p — Kapsel für Bogengänge und Vestibulum.
q — Schneckenkapsel.
t — Foramen lacerum posterius, welches noch spaltenförmig ist.

Fig. V. Dasselbe Modell wie in Fig. IV. Seitenansicht und von unten gesehen.

a — Hervorragende Bogenhälfte des Atlas.
b — Querleiste wie in Fig. I—III.
c — Ventrale Fläche des Mittelstückes des Occipitale.
d — Foramen lacerum posterius.
e — Squama occipitalis.
t — Alae temporales.
k — Stiel der Alae orbitales.
l — Sichelförmige Alae orbitales.
o — Seitenwand des Ethmoides.
p — Aeussere Fläche der Gehörkapsel.
Meckel'sche Knorpel.

Fig. VI. Schädel vom Embryo D, 15fach vergrössert, von vorne aus photographirt.

a — Dorsaler Verschluss der Squama occipitalis.
b — Dorsum sellae.
c — Sella turca.
d — Hang zwischen Sella und Regio chiasmatis, welcher zum Tuberculum sellae wird.
e — Regio chiasmatis.
f — Ursprungsstiel der Alae temporales.



g — Caudaler Vorsprung der Alae temporales.
g_1— Aeusserer Abschnitt der Alae temporales.
m — Caudaler, sichelförmiger Abschnitt der Alae orbitales.
n — Cranialer, schuppenförmiger Abschnitt der Alae orbitales.
q — Crista galli.
p — Lamina perpendicularis ethmoidis.
r — Seitenwand des Ethmoides.
u — Kapsel für Bogengänge und Vestibulum.
x — Loch für den Recessus labyrinthi.
z — Porus acusticus internus.
ch — Schneckenkapsel.
M — Meckel'sche Knorpel.

Fig. VII. Dasselbe Modell wie in Fig. VI. Seitenansicht und von unten gesehen.
a — Querleiste wie in Fig. I—III und V, die mehr abgerundet ist.
b — Pars lateralis occipitalis, welche ptattenförmig geworden ist und sich mit der Squama vermischt.
c — Foramen lacerum posterius.
d — Grenze zwischen Occipitale und Gehörkapsel.
f — Ursprungsstiel der Alae temporales.
h — Aeusserer Abschnitt der Alae temporales.
i — Foramen für den II. Trigeminus-Ast.
l — Ursprungsstiel der Alae orbitales.
m — Caudaler, sichelförmiger Abschnitt der Alae orbitales.
n — Cranialer, schuppenförmiger Abschnitt der Alae orbitales.
o — Foramen nervi optici.
Ft — Caudaler Fortsatz der Alae orbitales.
q — Crista galli.
p — Seitenwand des Ethmoides.
s — Seitenwand der Regio nasalis.
t — Dorsale Verbindung zwischen Septum und Seitenwand der Regio nasalis.
r — Knochige Anlage des Maxillare superius.
u — Kapsel für Bogengänge und Vestibulum.
z — Fenestra ovalis.
v — Anlage des Hammers und Ambos.
x — Meckel'sche Knorpel.
y — Knöcherne Anlage des Maxillare inferius.
st — Apophysis Styloides.

Eine einfache und zuverlässige Methode Celloidinserien mit Wasser und Eiweiss aufzukleben.

Von

Prof. **P. Argutinsky** in Kasan.

Während wir für **Paraffin**schnitte ebenso zuverlässige als einfache Aufklebemethoden besitzen, macht sich das Fehlen einer solchen Methode für Celloidinserien nur zu oft in empfindlicher Weise geltend. Dieses ist — abgesehen von den Vortheilen des Trocken- und Bandschneidens von Paraffin — gewiss eine der Ursachen, dass die vortreffliche und für grosse Objekte so überaus vortheilhafte Celloidinmethode auch jetzt noch beim Serienschneiden, im Vergleich zum Paraffin, verhältnissmässig wenig zur Anwendung kommt.

Wie bekannt, verfügen wir für Paraffinschnitte ausser über die Schellack-, die Collodiumnelkenöl- und die ursprüngliche Eiweissmethode noch über zwei vorzügliche Methoden: 1) das Aufkleben mit Wasser und 2) das Aufkleben mit Wasser und Eiweiss. Diese zwei Methoden gewähren in vollem Maasse den Vortheil des Glättens und Ordnens der Schnitte und sind den erstgenannten, die das nicht gestatten, bei Weitem überlegen.

Das Aufkleben mit Wasser, die Capillarattractionsmethode, stellt für Schnitte der in Sublimat oder Alkohol fixirten Objekte ein Verfahren dar, das allen denkbaren Anforderungen entspricht und geradezu eine vollkommene Aufklebemethode genannt werden kann. Sie klebt diese Objekte sicher auf und hinterlässt auf dem Glase nichts, was nachträglich mitgefärbt werden könnte. Aber auf Objekte, die in oxydirend wirkenden Flüssigkeiten, wie Chromsäure, Osmiumsäure und deren Gemischen, fixirt sind, ist die Capillarattractionsmethode bekanntlich nicht anwendbar, resp. nicht zuverlässig anwendbar.

Dagegen gestattet die zweite, die combinirte Wasser- und Eiweissmethode, die Anwendung auch auf Objekte aus verschiedenen Chrom- oder Osmiumsäuregemischen und sonstigen

Fixirflüssigkeiten und besitzt eine allgemeine Anwendbarkeit. Sie ist ebenso einfach, wie die vorhergehende, klebt absolut sicher auf, ermöglicht ebenso in unbeschränktem Maasse das Glätten und Ordnen und hat nur den einen geringen Nachtheil, dass die minimalsten Spuren von Eiweiss sich hie und da mitfärben, obgleich dieses bei den üblichen regressiven Färbemethoden nur sehr selten geschieht und in keiner nennenswerthen Weise der Reinheit des mikroskopischen Bildes Eintrag thut. Dass die grossen Vorzüge der combinirten Wasser- und Eiweissmethode bei Weitem den eben erwähnten geringen Nachtheil überwiegen, das beweist die grosse Zahl der Freunde, die sich diese Methode in den wenigen Jahren seit ihrer Veröffentlichung erworben hat.

Wie steht es aber mit dem Aufkleben der Celloidinserien?

Man ist wohl darüber einig, dass die hier in Betracht kommenden Methoden mehr oder weniger complicirt, zeitraubend und umständlich sind, dass sie auch im besten Falle sich in keiner Weise mit den so überaus einfachen und doch absolut zuverlässigen Paraffinklebemethoden messen können. Das gilt sowohl für die Methoden von Weigert, von Obregia, als für die Bergamottöl- und Vaselinmethoden von Apathy, ohne selbstverständlich ihre Vorzüge und Vortheile verkennen zu wollen. Bei einer solchen Sachlage ist es daher ganz erklärlich, dass man immer wieder bestrebt ist, neue Methoden zum Aufkleben der Celloidinschnitte auszudenken.

Wie wäre es aber, wenn, anstatt eine neue besondere, speciell zum Aufkleben der Celloidinschnitte geeignete Methode auszuarbeiten, wir versuchten, ob es nicht möglich wäre, Mittel und Wege zu finden, eine der vorzüglichen einfachen Paraffinaufklebemethoden auch auf Celloidin anzuwenden; wenn wir versuchten die Hindernisse zu umgehen, die ihrer Anwendung auf Celloidinschnitte bis jetzt entgegen gestanden haben?

Diejenigen Paraffinaufklebemethoden, die das Glätten und Ordnen der Schnitte nicht ermöglichen, kommen natürlich kaum in Erwägung. Hier können wir nur die Wassermethode und besonders die combinirte Wasser- und Eiweissmethode in Betracht ziehen.

Da die erstere nur für Sublimat- und Alkoholobjekte zuverlässig ist, so kann sie schon deshalb für eine überaus grosse Zahl der Celloidinpräparate gar nicht in Anwendung kommen.

Ganz abgesehen davon bleibt die Methode, als solche, für alle Celloidinschnitte ausgeschlossen, weil das Antrocknen der Schnitte und zwar das möglichst vollkommene Antrocknen der einzige und daher unvermeidliche Weg ist, wodurch diese Methode ihre Wirksamkeit ausübt, während die Celloidinschnitte das Austrocknen bekanntlich durchaus nicht vertragen und dabei ganz zu Grunde gehen.

Auch die combinirte Wasser- und Eiweissmethode, soweit sie, wie bei Paraffinschnitten, durch Antrocknen wirkt, ist auf Celloidinschnitte absolut nicht anwendbar. Deshalb können wir bei Celloidinschnitten weder die Methode von Duval, noch die von Henneguy oder die sogenannte japanische anwenden; eben weil bei diesen Methoden das Aufkleben durch Antrocknen erreicht wird.

Die vortreffliche Wasser- und Eiweissmethode kann nur dann Anwendung auf Celloidinschnitte finden, wenn wir das Austrocknen resp. das Antrocknen der Schnitte vollständig vermeiden und die Möglichkeit finden das Aufkleben durch ein anderes Verfahren (unser Prinzip) zu bewirken.

Ich glaube diese Möglichkeit gefunden zu haben und zwar unter Mitbenutzung der von Reinke für Paraffinschnitte vorgeschlagenen Abänderung der sogenannten japanischen Methode, das ist durch Gerinnenlassen des Eiweisses auf dem Objektträger, bevor er mit Schnitten beschickt wird.

Im Folgenden glaube ich ein Verfahren empfehlen zu können, das die combinirte Wasser- und Eiweissmethode auf alle Celloidinschnitte absolut sicher und in einfachster Weise anzuwenden ermöglicht und dabei das Glätten und Ordnen der Schnitte in unbeschränktem Maasse gestattet; ein Verfahren, das noch einfacher ist und viel schneller ausgeführt wird, als das Aufkleben der Paraffinschnitte.

Man reinigt die erforderlichen Objektträger sorgfältig von Fett[1]) und bringt auf jeden ein ganz kleines Tröpfchen von P. Mayer'schem Glycerineiweiss, das gleichmässig in dünnster

1) Zu dem Zweck reinige ich die Objektgläser gründlich mit Alkohol und erhitze sie dann stark in der Spiritus- resp. Gasflamme mit der zur Aufnahme der Schnitte bestimmten Seite nach oben, damit sich aus der Flamme nichts darauf niederschlägt.

Schicht verrieben wird. Darauf wird das Eiweiss durch Erwärmen des Objektglases zum Gerinnen gebracht [1]).

Das Schneiden geschieht, wie gewöhnlich, unter 70 % Alkohol.

Jeder Celloidinschnitt wird gleich, nachdem er geschnitten ist, mit einem Pinsel vom Mikrotommesser in ein Schälchen mit 70 % Alkohol gebracht. Sorgfältig entfaltet, wird der Schnitt von hier mit einem Präparatenlöffel auf das Objektglas übertragen, wo er reichlich mit Alkohol bedeckt und faltenlos zu liegen kommt, ohne im geringsten am Glase zu kleben. Ganz in derselben Weise verfährt man mit dem zweiten, dritten etc. Schnitt, bis man die gewünschte Anzahl auf dem Objektglase hat. Man kann dabei in aller Ruhe arbeiten; man kann sogar das Uebertragen der Schnitte auf ein und dasselbe Objektglas beliebig unterbrechen und die Schnitte, unbeschadet und ohne dass sie vorzeitig ankleben, stundenlang auf dem Glase liegen lassen; es ist nur dafür Sorge zu tragen, dass jeder Schnitt reichlich mit Alkohol bedeckt bleibt und ja nicht austrocknet.

Sobald die Schnitte in gewünschter Anzahl auf das Objektglas gebracht sind, überzeugt man sich, ob alle faltenlos liegen. Ist das nicht der Fall, und wurde zufällig irgend ein Schnitt beim Uebertragen nicht ganz ausgebreitet aufgelegt, so nimmt man ihn mit einer Nadel ab, bringt ihn wieder in das Alkoholschälchen zurück, entfaltet ihn hier vollständig und überträgt ihn dann sorgfältig von Neuem auf das Objektglas. Nun werden die Schnitte geordnet. Ist das geschehen, so wird der den Objektträger und die Schnitte reichlich bedeckende Alkohol abgesogen, indem man mit dem Rande eines Filtrirpapierblättchens

---

1) Man bringt die mit Glycerineiweiss bestrichenen Objektgläser auf einige Minuten in einen bis etwa 100° C. erhitzten Wärmeschrank, oder man nimmt einen Blechkessel (oder Kochtopf) mit stark siedendem Wasser, überdeckt ihn mit einer glatten Metallplatte, und sobald diese Platte sich auf beinahe 100° C. erhitzt hat, legt man für ein Paar Minuten die Objektgläser darauf.

Viel unvollkommener ist das Gerinnenlassen des Eiweisses durch direktes Erhitzen des Objectträgers über der Flamme. Da die Eiweissglycerinschicht auch nach dem Gerinnen des Eiweisses stets ebenso durchsichtig und kaum wahrnehmbar bleibt, so kann man bei direktem Erhitzen nur zu leicht die Objektgläser zu stark (seltener zu schwach) erwärmen.

die Längsränder des Objektglases vorsichtig berührt, ohne dass sich die Schnitte hierbei verrücken. Hierdurch werden sowohl das Objektglas, als die Schnitte vom überschüssigen Alkohol befreit. Die Schnitte sind nun vom Alkohol nur noch benetzt und liegen in Folge dessen jetzt unverschiebbar, aber noch nicht aufgeklebt.

Jetzt wird, um das Aufkleben der Schnitte zu bewirken, ein etwa 8 bis 12 mal gefalteter Streifen von glattem Filtrirpapier auf das mit Schnitten beschickte Objektglas gelegt. Durch wiederholtes, ziemlich starkes Streichen mit dem Finger wird das Filtrirpapier an die noch nasse Oberfläche des Objektglases gepresst, wodurch der Alkohol vom Objektglas und den Celloidinschnitten in das Papier aufgesaugt wird und zugleich die Schnitte an die Eiweissschicht sorgfältig angedrückt werden. Hiernach wird der Filtrirpapierstreifen abgenommen und das Objektglas mit den nun absolut fest daran klebenden Schnitten sofort (damit sie nicht austrocknen) in ein Gefäss mit destillirtem Wasser gebracht, wo es liegen bleibt, bis man es färbt und weiter behandelt, was sogleich oder beliebig später geschehen kann. Ich bemerke noch, dass beim Andrücken des Filtrirpapiers das Ankleben desselben an dem Glase oder an den Schnitten durchaus nicht zu befürchten ist (weil alles noch feucht ist), ebenso wenig, wie die Verschiebung oder Beschädigung der Schnitte.

Man kann die Objektträger mit den Schnitten Tage lang im Wasser oder Farblösungen liegen lassen, ohne dass sich auch nur einer davon ablöst. Sie vertragen jede Behandlung und jede Flüssigkeit, sofern diese das Eiweiss (oder das Celloidin) nicht auflösen, resp. angreifen. Will man das Färben erst nach vielen Tagen vornehmen, was bei dieser Methode vollkommen möglich ist, so empfiehlt es sich, zur Hinderung gegen Fäulniss, die Objektträger im 70% resp. schwächeren Alkohol aufzubewahren.

Ueber intravasculäre Zellen in den Blutcapillaren der Leberacini.

Von

Prof. **Browicz** in Krakau.

Unter diesem Titel veröffentlichte ich im April 1898 (vide Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, April 1898) folgende Mittheilung, welche ich hier wörtlich wiedergebe:

„In den Blutcapillaren der Leberläppchen von Lebern sowohl Neugeborner als auch Erwachsener sowie von Hunden finden sich Zellen, deren Gestalt, Grösse, Verhältniss zum Lumen der Capillare als auch zur Wand derselben die Aufmerksamkeit auf sich lenken. An Längsschnitten der Blutcapillaren, in deren Wand flache Kerne in unregelmässigen Abständen hervortreten, findet man unmittelbar an der Innenfläche der Capillarwand hie und da manchmal an zwei oder drei Stellen derselben Capillare, einzelne, voluminöse, längliche Zellen dicht der Capillarwand anliegend, so dass eine deutliche Grenze zwischen dem Rande der Zelle und der Capillarwand nicht sichtbar ist, welche in das Lumen der Capillare hineinragen.

An anderen Stellen sieht man, dass zwischen der Capillarwand und derlei Zelle ein heller Zwischenraum zum Vorschein kommt, dass sich also die Zelle von der Capillarwand abgelöst hat, deren Richtung der Längsachse der Capillare entspricht und welche selbstverständlich desto mehr in das Lumen der Blutcapillare hineinragt.

Diese Zellen hängen dann manchmal nur mit einem dünnen Ende der Capillarwand an, während ihr grösster, voluminöser Theil frei in das Lumen der Capillare hineinragt, die Zelle eine birnförmige Gestalt annimmt.

An Stellen, wo ein Capillarast bogenförmig verläuft, an dessen Aussenseite sowohl an der Concavität als auch Convexität derselben die anliegenden Leberzellen in Folge der Härtung etwas geschrumpft und von der Capillarwand abgehoben erscheinen, findet man manchmal an der Innenfläche der Capillare eine der

Convexität der Wand entsprechend angepasste längliche, voluminöse Zelle. Diese voluminösen, länglichen Zellen findet man auch im Lumen der Blutcapillaren freiliegend, allseitig von rothen Blutkörperchen umgeben, was bei verschiedener Einstellung des Mikroskopes deutlich sichtbar ist.

Diese Zellen, deren Lage und Verhältniss zur Capillarwand eigenthümlich erscheint, ragen alle in das Lumen des Capillargefässes manchmal sehr stark hinein, was in den mit Endothelzellen auf der Innenfläche bekleideten Blutgefässen im normalen Zustande nicht statthat.

Diese intravasculären Zellen zeichnen sich durch ihre Grösse und langgezogene Gestalt aus, der Kern derselben ist länglich bläschenartig, sehr oft sieht derselbe an mikroskopischen Präparaten wie gefaltet aus. Manchmal findet man in diesen Zellen zwei Kerne.

Ihr Cytoplasma ist fein granulirt, zeigt oft feine in das Capillarlumen gerichtete Fortsätze.

Diese Zellen lösen sich sehr leicht von der Capillarwand ab und man sieht dieselben entweder noch nahe und längs der Capillarwand gelegen oder dieselben fallen in das Lumen hinein, woselbst dieselben durch ihre Grösse, längliche und an den Rändern oft unregelmässige Form von den grossen Leucocyten sich abheben.

Dieselben liegen der Capillarwand dicht an, bilden jedoch keinen integrirenden Bestandtheil derselben, da neben ihrem äusseren der Capillarwand zugekehrten Rande die Capillarwand sehr oft distinct gesondert erscheint.

Diese Zellen bilden, soweit ich es beobachtet habe, keinen continuirlichen Belag auf der Innenfläche der Capillarwand, sondern erscheinen auf derselben in unregelmässigen Abständen, und sind nicht in allen Capillaren zu sehen.

Diese Zellen enthalten sehr oft Leucocyten, Erythrocyten, Vacuolen und Pigmentschollen.

Der eben angeführten Einzelheiten halber kann man dieselben den gewöhnlichen in den Verband der Wand der Blutcapillare gehörigen Endothelzellen ohne Weiteres nicht gleichstellen. Es werden wohl dieselben Zellen gewesen sein, welche Silbermann (Stadelmann, Der Icterus 1891, S. 225) als blut-

körperchenhaltige in dem den lebenden Kindern mit der Pravaz-schen Spritze entnommenen Leberblute mehr oder weniger reichlich je nach dem Grade des Icterus gesehen hat; dieselben, welche Minkowski und Naunyn (Arch. f. experim. Pathologie Bd. 21) in den Lebercapillaren bei Enten und Gänsen vorgefunden haben; dieselben, welche Löwit (Beiträge zur Lehre vom Icterus, Ziegler's Beiträge Bd. 4) aus dem Lebergewebe des Frosches beschreibt, ohne jedoch über ihre Lagerung am Leberschnitte Untersuchungen vorgenommen zu haben.

Diese Zellen lösen sich eben, was oben hervorgehoben ist, sehr leicht von der Innenfläche der Capillarwand ab, und in manchen pathologischen Zuständen der Leber erscheinen sie besonders deutlich an Querschnitten der intraacinösen Blutcapillaren gleichsam als embolische Zellenpröpfe. Ihre Existenz unterliegt keinem Zweifel, dieselben sind leicht in solchen Blutcapillaren zu finden, welche in mikroskopischen Präparaten in ihrer Weite erhalten, auch nicht zu voll mit Blut gefüllt sind; ihre Rolle scheint hauptsächlich eine farbstoffbildende zu sein."

So lautete meine Mittheilung aus dem April (25) 1898. Gleichfalls im April (18) 1898, also zur selben Zeit mit mir, hatte Kupffer auf der Anatomen-Versammlung in Kiel eine Mittheilung mit Vorzeigung von Präparaten gemacht, (Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft vom Jahre 1898. Versammlung in Kiel, Jena, Fischer), welche er später im Maihefte 1899 dieses Archivs eingehend publicirte unter dem Titel: Ueber die sogenannten Sternzellen der Säugethierleber.

Wenn man die von mir im April 1898 angegebenen Einzelheiten mit den von Kupffer gleichzeitig angegebenen vergleicht, so findet man, dass dieselben in folgenden Punkten übereinstimmmen:

1) Es giebt an der Innenfläche der Blutcapillare der Leberacini Zellen, welche durch ihre Gestalt, Grösse, Verhältniss zum Lumen der Blutcapillare auffallen, Zellen, welche an klaffenden Blutcapillaren leicht zu finden sind.

2) An der intravasalen Fläche zeigen sie nicht selten feine Fortsätze, welche in das Lumen der Capillare hineinragen.

3) Diese Zellen zeigen das Phänomen der Phagocytose, indem sie Erythrocyten, meiner Erfahrung nach auch Leucocyten aufnehmen.

4) Die von diesen Zellen aufgenommenen Erythrocyten unterliegen Veränderungen.

In zwei Punkten weichen aber meine Angaben von denen Kupffer's ab, nämlich:

1) Kupffer stellt es als wahrscheinlich auf, dass diese Zellen ein syncytiales Gefüge bilden, da es ihm nicht gelungen ist an der Capillarwand Zellgrenzen nachzuweisen.

2) Dass diese Zellen einen integrirenden Bestandtheil der Capillarwand, die eigentliche Wand der intraacinösen Blutcapillare, bilden.

Kupffer verwendete zu seinen Untersuchungen Lebern, deren intraacinöse Blutcapillaren er von der Pfortader her behufs Erhaltung der Blutcapillare in klaffendem Zustande mit einer schwachen Chromsäurelösung injicirte und gebrauchte die Goldmethode zum Sichtbarmachen dieser Zellen. Bei meinen Untersuchungen über die Leberzelle verfuhr ich nach ganz einfacher Methode, und an denselben Präparaten gelangte ich zur Kenntniss der eben besprochenen Zellen. Stückchen von möglichst frischen Lebern von Menschen, neugebornen (bei denen in Folge grösseren Blutreichthums die Blutcapillaren oft in klaffendem Zustande angetroffen werden) als auch erwachsenen, sowie von Hunden, härtete ich in 2 % Formalin, welche Härtungsmethode ich angelegentlichst empfehle, und untersuchte ausschliesslich Gefrierschnitte (mittelst Hämatoxylin und Eosin oder mittelst van Giesons Methode gefärbte), welche hinreichend dünn aus in Formalin gehärtetem Materiale angefertigt werden können. Hierbei muss ich betonen, dass sich diese Zellen sehr gut färben lassen.

Dieser Härtungsmethode verdanke ich eine Reihe überraschender Resultate, zu denen ich bei meinen Untersuchungen über die Leberzelle gelangt bin [1]).

---

1) Ich verwende mit Vorliebe die Formalinhärtung aus nachstehenden Gründen. Das Formalin conservirt gut Gallenfarbstoffe (vgl. intracelluläre Gallengänge in den Leberzellen etc., Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau, März 1897, sowie „Verschiedenartigkeit der intracellulären Pigmentablagerungen in der Leber etc., Deutsche med. Wochenschrift Nr. 23, 1897); dasselbe ermöglicht während und nach der Härtung das Hervorrufen von Krystallisationsphänomenen in den Zellen (vgl. Krystallisationsphänomene in der Leberzelle, Künst-

Die von **Kupffer** angewendete Methode der Injection der Blutcapillaren behufs der Erhaltung ihres klaffenden Zustandes mag vielleicht Ursache dessen gewesen sein, dass die Zellen sich nicht ablösten, was meinen Beobachtungen nach sehr leicht statt hat und was, nachdem es **Kupffer** nicht gelungen ist, die Zellgrenzen nachzuweisen, denselben dazu geführt hat, ein syncytiales Gefüge anzunehmen, obwohl dies **Kupffer** selbst nur als wahrscheinlich hinstellt. Der Umstand, dass sich diese in das Lumen der Capillare stark prominirenden Zellen leicht ablösen und alle typischen Merkmale einer gesonderten Zelle mit scharfen Contouren aufweisen, spricht gegen ein syncytiales Gefüge des Zellenlagers. Diese Zellen lösen sich in der That leicht ab und, wie ich es in der genannten Mittheilung angegeben habe, können dieselben in pathologischen Zuständen Zellenembolien in den Capillaren der Leberacini bilden.

Was den zweiten streitigen Punkt anbelangt, so erwähnte ich in meiner genannten Mittheilung, dass diese Zellen der Capillarwand dicht anliegen, dass sie jedoch keinen integrirenden Bestandtheil derselben bilden, da neben ihrem äusseren der Capillarwand zugekehrten Rande die Capillarwand sehr oft distinct gesondert erscheint.

Die darin angewendete Ausdrucksweise „sie bilden jedoch keinen integrirenden Bestandtheil der Capillarwand“ bedarf einer Erklärung. Ich meinte nicht, dass sie überhaupt nicht in den

---

liche Krystallisation des Hämatoidins in der Zelle des Melanosarcoms. Das mikroskopische Bild der Leberzelle nach intravenöser Hämoglobininjection, Krystallisirbarkeit des Hyalins in der Zelle eines Sarcoms, Anzeiger d. Akad. d. W. in Krakau, April, Juni, November 1898, sowie Juni 1899) hindert nicht das Sichtbarmachen des Fettes in den Zellen mittelst Osmiumsäure, ebenso ist die Vornahme der Eisenreaction an in Formalin gehärtetem Materiale möglich. Die Formalinhärtung bietet demnach mancherlei Vortheile dar. Eines muss jedoch bei Anwendung der Formalinhärtung beachtet werden, nämlich, dass unter dem Einflusse des Formalins Veränderungen des zur Zeit in den Zellen möglich vorfindlichen Hämoglobins zu Stande kommen, welche bei Beurtheilung von Pigmentablagerungen, ob dieselben intravital oder postmortal während der Formalineinwirkung entstanden, Vorsicht erheischen (vgl. Krystallisationsphänomene in der Leberzelle; Das mikroskopische Bild der Leberzelle nach intravenöser Hämoglobininjection; Zur Frage der Herkunft des Melanins in melanotischen Neubildungen, Anzeiger der Akad. d. Wiss. in Krakau, April, Juni, November 1898).

Verband der Capillarwand gehören, sonst könnte ich nicht vom Ablösen dieser Zellen von der Capillarwand sprechen, sondern dass sie kein integrirender Theil der äusseren Capillarwandlamelle bilden, da neben ihrem äusseren der Capillarwand zugekehrten Rande die Capillarwand sehr oft distinct gesondert erscheint. Kupffer selbst erwähnt, dass bei älteren Thieren nicht selten die Capillarwand verdickt erscheint und an solchen Objecten man sowohl an längs- als auch querdurchschnittenen Capillaren eine Doppellage der Wand deutlich nachweisen kann. Die Frage, ob die intraacinösen Capillarwände aus einer einzigen oder doppelten Lage bestehen, ob nicht vielleicht Unterschiede zwischen den Capillaren bestehen, erheischt noch weitere Untersuchungen. Es existiren zweifellose Bilder, welche für eine Einzellage sprechen, wodurch der Contact zwischen der Capillarwand und der Leberzelle (die Existenz eines perivasculären Lymphraumes kann mir überhaupt nicht klar werden) inniger gestaltet wäre, was uns leichter die Möglichkeit der passiven Emigration der Erythrocyten aus den Capillaren und das Hineingelangen der Erythrocyten als solcher in unversehrtem, unverändertem Zustande in die Leberzelle erklären könnte, was ich beim Hunde beobachtet habe (vgl. Wie und in welcher Form wird den Leberzellen Hämoglobin zugeführt?; Intususception der Erythrocyten durch die Leberzelle und die daraus möglichen Bilder der Leberzelle; Ernährungswege in der Leberzelle, Anzeiger der Akad. d. W. in Krakau, Juni 1897 und Juli 1899).

Meinen Beobachtungen zufolge gelangen, was Stricker noch im Jahre 1860 hervorgehoben hat, Erythrocyten unter physiologischen Verhältnissen stets aus den Blutcapillaren in das umliegende Gewebe. Es sind also dazu gar nicht Circulationsstörungen nöthig, während welcher die passive Emigration der Erythrocyten aus den Blutcapillaren nur quantitativ verschieden ist, in grösserem Maassstabe stattfindet.

Die Aufnahme der Erythrocyten durch diese Zellen, was ja in den Zellen überhaupt in pathologischen Zuständen oft vorkommt, bildet auch in physiologischem Zustande kein vereinzeltes Factum, wie dies auch meine Beobachtungen des Hineingelangens von Erythrocyten in die normalen Leberzellen der normalen Leber eines normalen Hundes beweisen.

Meinen Beobachtungen nach scheint die Rolle dieser in

den intraacinösen Blutcapillaren vorfindlichen Zellen hauptsächlich eine farbstoffbildende zu sein, wofür die Veränderungen der Erythrocyten innerhalb dieser Zellen, die Bildung von Pigmentschollen spricht, über deren weitere Schicksale wir im Dunkeln sind. Diese intracellulären Umwandlungen der Erythrocyten als auch die Constatirung von normalen Erythrocyten innerhalb der Leberzellen des Hundes sprechen auch gegen die Rolle dieser Zellen als Vermittler des Transportes von in diesen Zellen veränderten Hämoglobins nach den Leberzellen zu.

(Aus dem pathologischen Institut der Universität Turin.
Director Prof. G. Bizzozero.)

Ueber das Vorkommen kernhaltiger Erythrocyten im normalen Blute.

Von

Dr. **Maurizio Ascoli.**

Bezüglich der von verschiedenen Autoren auf verschiedene Weise verfochtenen Hypothese von der Abstammung der rothen Blutkörperchen von nicht hämoglobinhaltigen, specifischen oder nicht specifischen Elementen, kommt Bizzozero (1) zu dem Schlusse, „dass es zu nichts führt, weiter von diesen Hypothesen zu reden, so lange ihre Vertreter nicht die Nothwendigkeit derselben erwiesen, oder doch besser überzeugende Gründe zu dessen Gunsten vorgebracht haben werden, als sie es bisher gethan haben".

Derselben Meinung neigt Flemming (2) zu, indem er behauptet, dass „diese Hypothese, wenn sie sich zur Geltung bringen will, erst würde nachweisen müssen, dass entweder die Theilungsvermehrung (der kernhaltigen rothen Blutkörperchen) in Knochenmark und Milz nicht ausreicht (was mir aber nicht durchführbar

erscheint, da ich die Theilungen doch massenhaft finde) oder dass unter experimentellem oder pathologischem Ausschlusse dieser Bildungsstätten dennoch rothe Blutkörperchen entstehen, ohne dass Theilungserscheinungen demonstrirbar sind."

Gegen diese Anschauungsweise erhob Neumann (3) Einsprache: er wies nach, dass sich bei den Säugethieren „auch postembryonal, unabhängig von dem schon bestehenden Mark, unter verschiedenen theils physiologischen, theils pathologischen Verhältnissen jederzeit neues rothes Mark mit zahlreichen kernhaltigen rothen Blutkörperchen bilden kann"; da nun diese Elemente (4) unter physiologischen Verhältnissen dem Blutkreislaufe fremd sind, so könne ihre Anwesenheit im neugebildeten Knochenmark nur durch Entstehung aus nicht hämoglobinhaltigen Zellen erklärt werden, seien nun diese lymphoide Markzellen oder Endothelzellen der Gefässwandungen oder dem Knochenmarke zugeführte Leukocyten.

Diese Auffassungsweise wäre thatsächlich unwiderlegbar, insofern die Thatsache, von der sie ausgeht, nämlich der Mangel kernhaltiger rother Blutkörperchen im normalen circulirenden Blute unantastbar wäre.

Es ist jetzt allgemein verbreitete Meinung, dass diese Elemente sich unter physiologischen Verhältnissen im Kreislaufe nicht vorfinden und nur unter verschiedenen pathologischen Verhältnissen (Anämie, Leukämie, nach Infektion von Bakterienproteinen (5) oder fauliger Flüssigkeiten (6), nach Exstirpation der Milz (7)) auftreten. Endlich bewies Zenoni (8), dass das Blut von zur Ader gelassenen Thieren schon 24—28 Stunden nach der Blutentziehung, bloss infolge der Verminderung der Blutmenge, bevor von hämopoetischer Reaktion die Rede sein kann, einige kernhaltige rothe Blutkörperchen enthält.

Löwit (9), der nach langem Suchen im Blute des rechten Herzens eines Kaninchens zwei typische kernhaltige Erythrocyten fand, behauptete zwar, „dass sich auch im strömenden Blute gelegentlich, wenn auch in vereinzelten Exemplaren, kernhaltige rothe Blutkörperchen vorfinden können" und führte zur Stütze dieser Annahme die Beobachtungen Tornier's (10), der aus einer Pankreasvene einer Maus ein kernhaltiges rothes Blutkörperchen abbildet und Prins (11), welcher im Blute der Vena cava inferior von Kaninchen vereinzelte kernhaltige rothe Blutkörper-

chen sah, an; diese Befunde sind aber im Allgemeinen nicht genug berücksichtigt worden, sie scheinen auch Neumann entgangen zu sein, der (11) von der oben auseinandergesetzten Annahme ausgehend, beim Frosch jene nicht hämoglobinhaltigen Elemente aufsucht, die die Quelle der neugebildeten rothen Blutkörperchen darstellen.

Um die Frage zu entscheiden, ob unter physiologischen Verhältnissen im strömenden Blute erwachsener Säugethiere kernhaltige rothe Blutkörperchen vorhanden sind, prüfte ich das Blut der Vena efferens tibiae von Hunden unterhalb ihres Austrittes aus dem Ernährungsloche auf ihre Anwesenheit und entnahm dabei die Blutproben dem Versuchsthiere sofort nach eingetretenem Tode und in anderen Fällen intra vitam während der Chloroformnarkose.

Die Operationstechnik war folgende: nach Abtragung des Wadenbeinköpfchens wurde die Vena efferens tibiae, welche den Knochen auf seiner hinteren Fläche an der Grenze zwischen dem oberen und mittleren Drittel verlässt, freigelegt. Ohne auch den leisesten Druck auf den Knochen auszuüben, wurden von dem aus einem kleinen in die Venenwandung geführten Einschnitte fliessenden Blute Präparate nach der Ehrlich'schen Trockenmethode verfertigt; diese in Alkoholäther zweistündig fixirt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

Die Untersuchung derartiger Präparate ergab die constante Anwesenheit einer ganz geringen Anzahl typischer kernhaltiger rother Blutkörperchen.

Dieser Befund erweist aufs Bestimmteste die Anwesenheit kernhaltiger rother Blutkörperchen im kreisenden Blute erwachsener Säugethiere unter physiologischen Verhältnissen, und es werden dadurch die oben erwähnten Beobachtungen Löwit's, Prins' und Tornier's bestätigt und erklärt.

Die Schwierigkeit, diese Elemente bei der Blutuntersuchung, wie sie gewöhnlich ausgeführt wird, aufzufinden, erklärt sich leicht, wenn man einerseits bedenkt, dass diese schon im Blute der Venae efferentes der Knochen so spärlichen Elemente um so seltener werden, wenn sich dieses mit dem Blute aus den übrigen Organen und Geweben des Organismus vereinigt und verdünnt; und andererseits in Erwägung zieht, dass in diesen

Elementen, wie in allen Erythrocythen der Säuger, der Kern nach einer gewissen Zeit verschwindet.

Man kann also nunmehr nicht behaupten, dass unter gewissen pathologischen Zuständen kernhaltige rothe Blutkörperchen im kreisenden Blute auftreten; es kann nur von einer Zunahme die Rede sein die ihr Auffinden auch in den mit den gewöhnlichen Methoden erhaltenen Präparaten erleichtert.

Es fällt damit der oben wiedergegebene Satz Neumann's (3), da die spärlichen circulirenden kernhaltigen Erythrocyten in sehr einfacher Weise die Anwesenheit dieser Elemente in den Verknöcherungspunkten erklären, ohne dass es mehr nöthig sei eine Umwandlung farbloser Elemente in diese anzunehmen.

Ein anderes Argument zur Begründung der Theorie, welche die Abstammung der rothen Blutkörperchen von farblosen Erythroblasten verficht, bringt Löwit (13), indem er behauptet, dass die Bizzozero-Flemming'sche Anschauung „in Widerspruch stehe zu Angaben über die Bildung der ersten rothen Blutkörperchen im Embryo aus farblosen Zellen" und dass „schon durch diesen embryonalen Bildungsmodus auch für das postembryonale Leben die Möglichkeit einer Umwandlung hämoglobinfreier in hämoglobinhaltige Blutzellen nicht wird einfach abgewiesen werden können."

Beim Embryo entstehen die rothen Blutkörperchen gewiss und natürlich, wie die Zellen der übrigen Gewebe des Organismus, aus farblosen, indifferenten Elementen; sobald sie aber in der ontogenetischen Entwicklung ihre spezifische Differentiation erreicht haben, theilen sich die hämoglobinhaltigen Blutzellen durch Mitose. Um zu behaupten, dass sie auch weiterhin fortfahren wie beim Embryo in nicht hämoglobinhaltigen Elementen ihre Quelle zu haben, müsste man zuerst den Beweis liefern, dass für sie ein von demjenigen der übrigen Gewebe verschiedenes Gesetz zur Geltung kommt, da diese sich nicht durch fortlaufende Umwandlung embryonaler Zellen erneuern, sondern durch Theilung der spezifischen Elemente: sogar Hertwig (14), ein Gegner der Theorie der Zellenspezificität, giebt zu, dass „jedes Gewebe nur das ihm gleiche für gewöhnlich wieder regenerirt."

Kaum einen grösseren Werth hat das weitere Argument Neumann's, der (12. S. 265) eine physiologische lymphoide Metaplasie des Markgewebes als constante Vorläuferin und Be-

gleiterin der im Frühsommer bei den Fröschen auftretenden Blutregeneration bemerkt hat und diese nur durch die Abstammung der rothen Blutzellen von farblosen erklären zu können glaubt; diese Folgerung „post hoc, ergo propter hoc" hat aber wie alle derartigen Schlüsse keinen zwingenden Werth, da nichts im Wege steht, diese Thatsachen als ohne Causalnexus nebeneinander bestehende, von verschiedenen, noch nicht genug erforschten Bedürfnissen des Organismus abhängend, aufzufassen.

Andere Gründe werden noch ins Feld geführt, um den Beweis zu liefern, dass die Umwandlung weisser in rothe Blutzellen nicht zu umgehen ist; ich glaube sie aber hier nicht erwähnen zu müssen, da es sich nur um Wahrscheinlichkeitsgründe, und überdies nicht unanfechtbare, handelt.

Aus dem eben Auseinandergesetzten gehen folgende Schlüsse hervor:

1) Es ist kein Grund vorhanden, der die Annahme einer Abstammung der rothen Blutzellen von farblosen Elementen als nothwendig erscheinen lässt.

2) Auch der von Neumann angeführte Grund besteht nicht, da auch unter physiologischen Verhältnissen kernhaltige rothe Blutkörperchen im Kreislaufe vorhanden sind.

Literatur-Verzeichniss.

1. Bizzozero's Anhang zur Arbeit von Bizzozero und Torre. Reale Accad. d. Lincei. Anno 281 — 1883—84, pag. 16.
2. Flemming, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 16. 1878.
3. Neumann, Virchow's Arch. Bd. 119, Heft 3.
4. Derselbe, Arch. der Heilkunde Bd. 12. 1871.
5. Rieder, Arb. aus d. med. klin. Instit. zu München Bd. 3.
6. Timofeiewsky, Ann. de Micrographie Nr. 4. 1894.
7. Rieder, loc. cit.
8. Zenoni, Arch. per le scienze mediche Vol. 18, Nr. 17.
9. Loewit, Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 38.
10. Prins, Inaug.-Diss. Utrecht 1890.
11. Tornier, Inaug.-Diss. Breslau 1890.
12. Neumann, Virch. Arch. Bd. 143, Heft 2.
13. Sitzber. d. K. Wiener Akad. d. Wiss. 1883.
14. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1898, pag. 214.

Ueber die feinere Structur der geschichteten Pflasterepithelien.

Von

Carlo Foà.

Hierzu Tafel XXI.

Im Jahre 1888 beschrieb Dr. Manille Ide (1) eine Besonderheit bei den Zellen der Malpighi'schen Schicht beim Rinderembryo (wobei er seine Befunde auch auf den Huf, das Epithel der Amnionzotten, das des Blättermagens und andere Epithelien bezog). Er hatte an der Oberfläche der in Rede stehenden Zellen ein aus sechseckigen Maschen bestehendes Netzwerk bemerkt und zwischen den verschiedenen Zellen kurze Linien, die er als Intercellularbrücken deutete, zwischen denen die schon von Bizzozero (3) bei den Zellen der geschichteten Pflasterepithelien beim Menschen beschriebenen Intercellularlücken gelegen seien. Nach Manille Ide sei das netzartige Aussehen der Zellenoberfläche durch die Structur der Zellmembran bedingt. Von dieser netzartig gebauten Membran, oder besser gesagt von den Kreuzungspunkten der Maschen des Netzwerks gehen Fäden unter der Form von Brücken ab, welche die Zellen miteinander verbinden (Fig. 1). Bei leichter Hebung der Mikroskopröhre erscheinen an der Zellenoberfläche glänzende Punkte auf jedem Scheitel der das Netzwerk bildenden Polygone, welche nach ihm die optischen Durchschnittspunkte der gegen das Auge des Beobachters gerichteten Brücken seien. Einen Beweis dafür, dass die Intercellularbrücken der Membran angehören, erblickt Manille Ide in der Thatsache, dass sie gegen die chemischen Reagentien das gleiche Verhalten zeigen wie diese. Er bemerkte ferner, dass in der ersten Zellenschicht (couche matrice) unmittelbar über der Basalmembran des Epithels keine Intercellularlücken vorhanden seien, da die Zellen in innigem Contact untereinander stehen.

Auf der Membran dieser Zellen nahm er feine, glänzende Pünktchen wahr. In den gleich darüber gelegenen Zellenschichten fand er, dass die Pünktchen auf der Membran stärker wurden und dass die Zellen von einander abstanden und Intercellularlücken bildeten, durch welche hindurch sie vermittelst Brücken mit einander verbunden waren. Diese Brücken, die auf der oberen Fläche der Zellen als glänzende Pünktchen erscheinen, sollen nach ihm von jenen Pünktchen herrühren, die er auf der Membran der Generationszellen wahrnahm. Er sah dann, nach und nach zu den oberen Zellenlagen aufsteigend, das Netzwerk zu Stande kommen, die Maschen desselben immer weiter werden, bis sie an den oberflächlichsten Zellen zerrissen (so das Netzwerk aus den Fugen bringend). Den Zerfall des Netzwerks erklärte er dadurch, dass jene Zellen alt und dem Verhornungsstadium nahe seien.

Ich werde nun, nachdem ich kurz zusammengefasst habe was über den Gegenstand der einzige Forscher, der sich damit beschäftigte, gesagt hat, mittheilen, was ich beobachtete, und dann meine Beobachtungen mit den seinigen vergleichen.

Bemerkt sei noch, dass Renaut, der ebenfalls den Huf des Rinderfötus studirte — wohl weil er die Objecte bei zu schwacher Vergrösserung untersuchte —, kein Netzwerk an der Zellenoberfläche wahrnahm, sondern seine Theorie von den Verbindungsfasern ersann, die vom Esoplasmas einer Zelle zu dem der anderen ziehen sollen. Aus dem weiter unten Dargelegten wird hervorgehen, dass diese Theorie, wenigstens was die von mir untersuchten Epithelarten anbetrifft, unhaltbar ist.

Meine Untersuchungen nahm ich an der Mundschleimhaut, der Haut, dem Hufe, den Magenepithelien des Rinderfötus in dessen verschiedenen Entwicklungsstadien sowie an denselben Theilen des ausgewachsenen Rindes vor, und zwar sowohl mittelst Dilaceration als mittelst Anlegung von Schnitten, und untersuchte die Gewebe sowohl im frischen Zustande, ungefärbt, als fixirt und gefärbt. Ich bediente mich der gewöhnlichen Macerationsflüssigkeiten, Fixirungs- und Färbungsmittel, erhielt jedoch die besten Resultate wenn ich die Stücke in Hermann'scher Flüssigkeit fixirte und sie dann mit einer 10 %igen Tanninlösung behandelte (Kolösow).

Bei Anwendung dieser Methode bedarf es keiner weiteren

Färbung, denn die kleinsten Einzelheiten der Zelle treten in verschiedenen schwarzen Tönen hervor. Zur Differenzirung der glycogenen Substanz gebrauchte ich Jodtinctur, die Ehrlich'sche Gentianaviolettlösung mit nachfolgender Entfärbung in Bergamottöl und Alkohol (Bizzozero); (das Glycogen nimmt einen von der übrigen Zelle verschiedenen violetten Ton an). Nach der van Gieson'schen Methode (saures Fuchsin und Pikrinsäure) färbt sich das Glycogen hellgelb.

Die mit den verschiedenen Fixirungs- und Färbungsmitteln erhaltenen Resultate verglich ich stets untereinander, um mich zu vergewissern, ob in so zarten Elementen keine künstlichen Veränderungen hervorgerufen worden waren. Zuerst untersuchte ich die Haut, die Mundschleimhaut, den Huf und die Magenepithelien eines 6 cm langen Rinderfötus.

Die Zellen der ersten Lagen (Generationszellen) haben eine sehr regelmässige, nahezu cylindrische Form, sind oberhalb der Basalmembran zusammengereiht, Glycogen enthalten und stehen in innigem Contact untereinander, sodass keine Intercellularlücken bestehen (Fig. 3 a).

Die Zellenmembran erscheint homogen und lässt das kleine Glycogenklümpchen (Fig. 3 b), die feinen Granulationen des Protoplasmas und einen mit einem starken Chromatinnetzwerk versehenen Kern durchscheinen.

Die Zellen der unmittelbar darüber gelegenen Schicht sind mit den Generationszellen entweder durch eine beiden Zellen gemeinsame Contourlinie (Fig. 3 c), oder durch Fädchen, die durch einen Intercellularraum hindurch gehen (Fig. 3 d), verbunden. Sie sind aber durch einen von linienförmigen Gebilden durchlaufenen Intercellularraum von einander getrennt. Wir werden später sehen, wie diese Linien zu deuten sind.

An der Zellenoberfläche erscheint ein aus sehr regelmässigen sechseckigen Maschen bestehendes Netzwerk.

Wie ich auch den Brennpunkt des Mikroskops einrichten mochte, ich konnte weder in einer oberhalb noch in einer unterhalb des Netzwerks gelegenen Ebene Pünktchen wahrnehmen. Das Netzwerk erschien in allen seinen Theilen gleichförmig, und an den Kreuzungs-

punkten seiner Maschen liess sich nicht die geringste Verdickung erkennen.

Ich schloss deshalb aus, dass die Brücken (vor der Hand will ich sie so nennen), die an den Seiten der Zelle erschienen, von den Maschen des Netzwerks abgingen; denn bei Einstellung des Brennpunktes in einer oberhalb des Netzwerks gelegenen Ebene hätten die vom Netzwerk abgehenden und nach oben gerichteten Brücken, wenn sie wirklich existirten, optisch unter der Form von dunklen Punkten erscheinen müssen.

Andererseits, wenn es sich um eine die Zelle umgebende netzartig gebaute Membran handelte, von deren Maschen die Intercellularbrücken abgingen, hätte man dort wo zum Beispiel 2 Zellenlagen vorhanden waren, durch allmähliches Senken der Mikroskopröhre (Fig. 1 a) in aufeinanderfolgenden Ebenen sehen müssen:

1. das Netzwerk der unteren Fläche der oberen Zelle;
2. den optischen Durchschnitt der Brücken unter der Form von Pünktchen;
3. ein anderes, der oberen Fläche der unteren Zelle angehörendes Netzwerk.

Die beiden Netzwerke hätten schwerlich einander entsprochen.

Wie ich schon sagte, gelang es mir in keiner Ebene des Präparates, auch dort nicht, wo mehrere Zellenlagen vorhanden waren, die optischen Durchschnitte von Brücken zu sehen. Und ausserdem sah ich nie zwei Netzwerke, sondern nur eines; denn durch Senken der Mikroskopröhre verfolgte ich, wie wir sehen werden, die verschiedenen Ebenen eines leeren sechsseitigen Prismas.

Bei leichtem Heben der Mikroskopröhre erscheinen dagegen alle das Netzwerk bildenden Linien hell, während sich das Centrum jeder Masche allmählich verdunkelt (Fig. 4), was auf ein deprimirtes Centrum und erhabene Contouren hindeutet. Erhebungen sind eben die die Maschen des Netzwerks bildenden Linien, welche nichts anderes darstellen als die optischen Durchschnitte von sechskantige Kammern umgrenzenden lamellären Vorsprüngen. Zwischen einer Zelle und der anderen bestehen also keine Linien, sondern Lamellen, die geschlossene

Kammern umgrenzen (Fig. 2). Jede Kammer stellt einen sechseckigen Wabenraum dar, der die obere Fläche der unteren Zelle zum Boden, die untere Fläche der oberen Zelle zur Decke hat und dessen seitliche Wände durch die Intercellularlamellen gebildet werden.

Die Wände dieser Wabenräume sind dünn und durchsichtig, so dass sich die nach oben gegen den Beobachter gerichteten im optischen Durchschnitt wahrnehmen lassen, denn, von der Zelle sich erhebend, haben sie eine gewisse Dicke, und bilden so die hervortretenden Bälkchen des Netzwerks; während von den seitlich an der Zelle sich befindenden Lamellen nur diejenigen wahrgenommen werden, welche im Profil stehend erscheinen und zwar unter der Form von Linien, die zwischen einer Zelle und der anderen die lineären Brücken vortäuschen. Aber dafür, dass von der Oberfläche keine Stacheln, sondern Lamellen abgehen, giebt es noch weitere Beweise, und diese sind:

1. Bei langsamem Senken der Mikroskopröhre werden die Linien, die man zwischen zwei neben einander gelegenen Zellen wahrnimmt, noch eine gute Strecke weit gesehen (Fig. 5 b), weil man auf diese Weise die verschiedenen Ebenen einer senkrecht gegen das Auge gerichteten Lamelle verfolgt. Ist diese aber schräg gestellt, so erscheint die Linie beim Senken der Mikroskopröhre nicht mehr deutlich, sondern verbreitert sich, weil sie der Ausdruck einer schräg gesehenen Lamelle ist. Wenn es sich dagegen um lineäre Brücken handelte, würden diese beim Senken der Mikroskopröhre auf einmal verschwinden und würde nie die beschriebene Figur der von der Seite gesehenen Lamelle erscheinen.

2. Betrachtet man das Präparat bei schräg auffallendem Licht, so sieht man, dass jede die polygonalen Räume des Netzwerks begrenzende Linie eine Art Spaltung erfährt und auf der Seite, von welcher das Licht kommt, hell erscheint, auf der entgegengesetzten Seite aber im Schatten bleibt (Fig. 5). Dies beweist, dass jene vermeintlichen Linien Erhebungen sind, welche, wenn eine ihrer beiden Flächen beleuchtet wird, von oben gesehen genau so wie in Fig. 5 dargestellt erscheinen.

Untersucht man die oben genannten Theile bei einem 26 oder 30 cm langen Fötus, so erhält man schon verschiedene Resultate. In den oberen Zellenlagen besitzt das Netzwerk, das

beim 6 cm langen Fötus homogen, ohne dunklere Knotenpunkte erscheint, an jedem Kreuzungspunkte seiner Balken ein deutlich hervortretendes glänzendes Tüpfelchen. Bei anderen Zellen bleibt dieses glänzende Tüpfelchen bestehen, während das Netzwerk aus den Fugen geht und nur von den Knotenpunkten in verschiedener Richtung abgehende Fädchen übrig bleiben (Fig. 6).

Die Zellen der unmittelbar über der Generationszellenschicht gelegenen Lagen sind durch Intercellularbrücken von einander getrennt; an ihrer Oberfläche erscheinen jedoch nicht mehr die Maschen eines homogenen Netzwerks, wohl aber die oben beschriebenen glänzenden Pünktchen, von denen von den Balken eines ehemaligen Netzwerks übrig gebliebene Fädchen abgehen können oder nicht. Sehen wir nun zu, wie diese Figuren zu deuten sind.

Wie bereits bemerkt wurde, bestehen beim ganz jungen (6 cm langen) Embryo geschlossene Kammern zwischen den Zellen. Die Circulation der Nahrungssäfte des Gewebes, die zwischen einer Zelle und der anderen durch die zuerst von Bizzozero (3) beschriebenen und dann von vielen anderen Forschern, u. a. von W. Flemming (5) im Jahre 1895 studirten Intercellularlücken hindurch stattfindet, ist hier verhindert, da keine Intercellularlücken vorhanden sind. Dies kann uns nicht Wunder nehmen, wenn wir bedenken, dass das Epidermisgewebe und die Schleimhäute keiner oder nur minimaler Nahrungssäfte bedürfen, bei einem so jungen Individuum, bei dem die Epidermiszellenlagen nur in ganz geringer Zahl vorhanden sind und keine Verhornung und Abblätterung der oberflächlichen Zellen, also auch keine Zellenerneuerung stattfindet. Aber wenn der Fötus wächst und die Epidermiszellenlagen an Zahl zunehmen, und mit der Verhornung und Abblätterung der oberflächlichen Zellen die Zellenerneuerung ihren Anfang nimmt, dann sind Nahrungssäfte erforderlich, und wir müssen den Zerfall des Netzwerkes nicht etwa auf das Altern der Zellen zurückführen, sondern ihn als durch die physiologische Ernährung derselben bedingt ansehen.

Die Zellen müssen zum Durchgang der Säfte von einander abstehen, zugleich müssen sie jedoch, damit keine Zertheilung des Gewebes stattfinde, fest miteinander verbunden bleiben; um nun diesem doppelten Bedürfniss zu entsprechen, war einerseits

die Verdünnung und progressive Atrophie der die geschlossenen Kammern bildenden Plättchen nothwendig, andererseits mussten so zu sagen die Ecken dieser Kammern, nämlich die Linien, in denen sich die Wände derselben kreuzen, bestehen bleiben und sich allmählich verstärken. Es leuchtet ein, dass sich, von oben gesehen, diese Umbildungen an der oberen Fläche der Zelle vor allem durch das Auftreten und deutlichere Hervortreten der Knotenpunkte sowie durch die Verdünnung der das Netzwerk bildenden Linien und in einem weiteren Stadium durch das Bestehenbleiben der Knotenpunkte und das Verschwinden der dieselben verbindenden Linien offenbaren. So kommt schliesslich durch allmähliche Umbildungen (Fig. 6 u. 8), die zuweilen alle an einer einzigen Zelle angetroffen werden (7), die Zellenform zu stande, wie sie beim ausgewachsenen Rinde besteht, bei welchem in der Mitte der oberen Zellenfläche die vertikal gegen das Auge gerichteten Dornen wie glänzende Pünktchen erscheinen, während sie nach den Rändern der Zelle zu immer länger zu werden scheinen, bis sie an den Seiten der Zelle ihre grösste Länge erreichen (was durch die Convexität der Zellenoberfläche bedingt wird, Fig. 9).

Diese letztere Form wird natürlich bei in der Entwicklung vorgeschrittenen Föten auch in den unmittelbar über den Generationszellen gelegenen Lagen angetroffen, da sich eben in jenen Lagen die neugebildeten, in der Entwicklung am meisten vorgeschrittenen Zellen finden, die also den beim ausgewachsenen Thier angetroffenen am ähnlichsten sind; während die Zellen der oberen Lagen, die älter sind, noch eine mehr embryonale Form (unterbrochenes Netzwerk) bewahren.

Die Pünktchen auf den Zellen der unteren Lagen sind also nicht (wie es Manille Ide will) als ein dem Netzwerk der oberen Zellen vorausgehendes Stadium zu betrachten, sondern als ein in der Entwicklung zur Zellenform des ausgewachsenen Thieres jenem nachfolgendes. Diese Entwicklung scheint nun in der Haut schneller vor sich zu gehen als in der Mundschleimhaut; denn bei demselben Fötus, bei dem wir auf den Zellen der oberflächlichen Lagen der Mundschleimhaut noch ein Netzwerk antreffen, ist dieses auf den oberflächlichen Zellen der Haut aus den Fugen gegangen und erscheinen die glänzenden Knotenpunkte.

Dass die Unterbrechung des Netzwerks nicht vom Altern

der Zelle abhängt, geht daraus hervor, dass bei in der Entwicklung vorgeschrittenen Föten derartige Zellen auch unmittelbar über den Generationszellen vorkommen; dass sie nicht, wie man annehmen könnte, von der Volumszunahme der Zelle abhängt, lässt sich daraus schliessen, dass beim ausgewachsenen Thiere manche von den Zellen, welche die beschriebene Structur aufweisen, kleiner sind als manche das Netzwerk besitzende Zellen beim Fötus.

Bei Untersuchung des Zungenepithels und der Epithelien des Netz-, des Blättermagens und des Pansens bei in der Entwicklung immer weiter vorgeschrittenen Föten und beim ausgewachsenen Rinde, beobachtet man dieselben Besonderheiten, wie sie bei den Zellen der anderen Epithelien beschrieben worden sind, nur besitzt das Netzwerk der Zellenoberfläche in diesen letzteren Fällen viel engere Maschen und dementsprechend sind (nach der beschriebenen Entwicklung) beim ausgewachsenen Rinde die Pünktchen an der Oberfläche derselben Zellen viel häufiger. Die Zellen des den Nabelstrang bekleidenden geschichteten Pflasterepithels sind durch Intercellularbrücken mit einander verbunden; in keinem ihrer Entwicklungsstadien vermochte ich Spuren von einem Netzwerk an ihrer Oberfläche zu entdecken.

Manille Ide (2) sah bei Untersuchung einiger Krebszellen annähernd die gleiche Figur, die ich bei den Epithelzellen des ausgewachsenen Rindes beschrieb und wollte hier dennoch, wegen ihrer Aehnlichkeit (?) mit den Zellen des Rinderfötus, ein Netzwerk annehmen, das er jedoch, wie er wiederholt bemerkt, nie an diesen Zellen beobachtet hat. Er trachtet so die netzartige Structur der Zellenmembran zu verallgemeinern, ja aus der Thatsache, dass bei den niederen Thieren und den Pflanzen die Zellenmembran sehr häufig netzartig gebaut ist, folgert er, dass das in Rede stehende Netzwerk zur Zellenmembran gehört. Da bei fast keiner Zelle der Gewebe der höheren Thiere eine netzartig gebaute Membran beschrieben worden ist, scheint es mir nicht gerechtfertigt, sie um jeden Preis auch dort annehmen zu wollen, wo sie sich absolut nicht constatiren lässt; denn wie ich dargethan habe, handelt es sich auch bei jenen Zellen, die anscheinend eine netzartige Membran besitzen, nicht um eine netzartige Structur der Membran, sondern um, von einer fortlaufenden und homogenen Membran abhängige Intercellulargebilde.

Beim ersten Blick kann es seltsam scheinen, dass ein solches Intercellulargebilde die Umbildung erfahre, die wir gesehen haben; doch führe ich hier, zur Bestätigung dieser meiner Beobachtungen, eine schon von Flemming im Jahre 1878 (10) bei einigen Epidermiszellen der Molchlarve wahrgenommene Besonderheit an, dass nämlich die Oberfläche dieser Zellen eine Art Netzwerk mit unterbrochenen, von Linien gebildeten Maschen aufweist; und solche Linien deutete er als gegen den Beobachter gerichtete und im optischen Durchschnitt gesehene Lamellen.

Auch führe ich hier eine von Bizzozero bei den Hornzellen des Mundepithels beim Menschen gemachte und von Zanda bei zahlreichen Thierarten bestätigte Beobachtung an, dass sich nämlich, wie ein Jeder bei Untersuchung eines Tropfens vom eigenen Speichel bei starker Vergrösserung constatiren kann, an der oberen Fläche der von der Mundschleimhaut abgefallenen und in den Speichel gerathenen Hornzellen, ganz feine, parallel laufende, zuweilen auch elegante concentrische Figuren bildende Linien, an den Seiten der Zelle dagegen feine Zähnchen wahrnehmen lassen. Die Linien sind lediglich der optische Ausdruck von Lamellen, die von der Zellenoberfläche abgehen. Sie rühren von einer Verschmelzung der den Zellen der unteren Lagen eigenen Intercellularbrücken her, wie sich dies an den allmählichen Uebergängen von den Pünktchen der jungen Zellen zu den Linien der verhornten Zellen erkennen lässt. Wir haben also in diesem Falle eine Umbildung der Dornen in Lamellen, wohingegen in meinem Falle eine Umbildung von Lamellen in Dornen statthat.

Die Intercellulargebilde haben also keine fixe Form und variiren je nach dem Alter des Individuums und der Zelle.

Aus dem oben Dargelegten geht auch hervor, dass an Stelle der Heitzmann'schen Theorie (7), dass nämlich die Zellen durch Protoplasmafortsätze mit einander in Verbindung stehen und das Plasma vermittelst dieser von einer Zelle zur andern übergeht, die von Bizzozero, Kölliker (8), Manille, Ide (2) und von vielen Anderen verfochtene Theorie treten muss, wonach die Intercellularbrücken allerdings die Zellen miteinander in Verbindung zu halten, aber auch deren innigen Contact zu

zu verhindern bestimmt sind, damit die zur Cirkulation der Nahrungssäfte erforderlichen Intercellularbrücken sich bilden können.

Schlusssatz:

Beim ganz jungen Rinderembryo bestehen zwischen den Epithelzellen geschlossene polygonische Kammern. Bei in der Entwicklung weiter vorgeschrittenen Föten trifft man, da die die Seitenwände der Kammern bildenden Lamellen sich immer mehr verdünnen und die die Kreuzungspunkte derselben bezeichnenden Linien immer stärker werden (gleichsam als werde die Materie, welche die Lamellen bildete, in diesen absorbirt), eine Form an (wie sie beim ausgewachsenen Rinde besteht), bei welcher zwischen einer Zelle und der anderen nur noch brückenartige Fädchen übrig bleiben; zwischen diesen Fädchen bleiben Räume, in denen die Nahrungssäfte des Gewebes cirkuliren.

Herrn Professor Bizzozero, der mir bei meinen Untersuchungen, die ich in dem von ihm geleiteten Institut für allgemeine Pathologie ausführte, mit Rath und That beistand, sage ich hier meinen aufrichtigsten Dank.

Literatur-Verzeichniss.

1. Manille, Ide, La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighi (La Cellule tome IV, 1888, fasc. II).
2. Derselbe, Nouvelles observations sur les cellules épithéliales (La Cellule tome V, 1887, fasc. II).
3. Bizzozero, Moleschott's Untersuchung. Bd. XI.
4. Derselbe, Internat. Monatsschr. für Anat. u. Histol. Bd. II. 1885.
5. W. Flemming, Ueber Intercellularlücken des Epithels und ihren Inhalt. 1895.
6. L. Zanda, Su di una particolarita di struttura degli epitelii pavimentosi stratificati (Lo Spallanzani 1890).
7. Heitzmann, Das Verhältniss zwischen Protoplasma und Grundsubstanz im Thierkörper (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien 1893).
8. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1889.
9. W. Flemming, Zellzubstanz, Kern- und Zelltheilung. 1882, S. 54, Fig. *B* u. Taf. II, Fig. 19.
10. Derselbe, (Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XV. 1878, Seite 243 u. Taf. XV, Fig. 5).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

Fig. 1. Schema nach der Ide'schen Theorie: zwischen zwei Zellen *a* und *b* bestehen die Brücken *d*, welche die Scheitel der entsprechenden Maschen der reticulirten Membranen *c* mit einander verbinden.

Fig. 2. Schema nach meiner Theorie: zwischen zwei Zellen *a* und *b* bestehen Lamellen *d*.

Fig. 3. Mundschleimhautfragment von einem 6 cm langen Rinderfötus: *a* Generationszellen, *b* Glycogen, *d* Aussehen der Zellenoberfläche.

Fig. 4. Aussehen der Zellenoberfläche bei Einstellung des Mikroskops auf eine oberhalb der von Fig. 3 *d* gelegenen Ebene.

Fig. 5. Aussehen der Zellenoberfläche bei schräg auffallendem Licht: *b* Intercellularlamellen.

Fig. 6. Zellen der Mundschleimhaut von einem 50 cm langen Rinderfötus.

Fig. 7. Zelle von demselben Fötus, an welcher sich alle Uebergänge vom Netzwerk zu den Pünktchenformen wahrnehmen lassen.

Fig. 8. Mundschleimhautzelle von einem 1 m langen Rinderfötus.

Fig. 9. Mundschleimhautzelle von einem ausgewachsenen Rinde (in Müller'scher Flüssigkeit isolirt).

Beiträge zur Kenntniss der Nasenhöhle und des Thränennasenganges der Amphisbaeniden.

Von

Dr. **Eugen Fischer,**

Assistent am anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B.

Hierzu Tafel XXII, XXIII u. XXIV.

In der ersten Abtheilung der bekannten grundlegenden Arbeit Born's, „Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere" erfahren diese Organe bei der Ordnung der Saurier eine eingehende Beschreibung nach entwicklungsge-

schichtlicher wie vergleichend-anatomischer Seite. In die sich auf fast alle Familien der zahlreichen Saurier erstreckende Untersuchung finde ich eine scharf umgrenzte Gruppe nicht einbezogen. Die Amphisbaeniden, durch eine ganze Reihe auffallender und vom Sauriertypus stark abweichender Merkmale ausgezeichnet, sind auch hinsichtlich der Durchforschung mancher anderer Organe etwas stiefmütterlich behandelt worden, trotzdem die eigenthümliche Lebensweise doch manches Interessante zu versprechen scheint. Folgende Zeilen sollen diese Lücke in unserer Kenntniss des Baues der Nasengegend dieser Reptilien auszufüllen versuchen.

Ich benützte dazu bei der Kleinheit der Objecte ganz besonders eine Anzahl Schnittserien und dann die Born'sche Platten-Modellirmethode. Das Material stellte mir Herr Prof. Wiedersheim in freigebigster Weise zur Verfügung; ich möchte diesem meinem hochverehrten Lehrer auch an dieser Stelle hierfür, wie für die Anregung zu dieser Arbeit und für manchen freundlichen Wink dabei vielmals danken. Für einige Exemplare meiner Thiere bin ich auch den Herren Geheimrath Dr. Möbius in Berlin und Director Dr. Berg in Buenos-Aires Dank schuldig.

Grosse Schwierigkeiten machte die Herstellung gut schnittfähiger Objecte. Die Härte der Knochen scheint ganz besonders gross zu sein, so dass die Entkalkung ausserordentlich gründlich vorzunehmen ist; aus dem Grund habe ich den Verlust einer Species (vermicularis) zu beklagen, die beim Versuch zu schneiden verdarb. Eine andere Schwierigkeit ergab sich aus der Undurchlässigkeit der Haut für aufhellende Flüssigkeiten und Paraffin.

Schliesslich erhielt ich tadellose Resultate durch Einlegen der sehr lange entkalkten Stücke in dünne Celloidinlösung (10 Tage lang unter allmählicher Concentration der Lösung), dann Ueberführen durch Aether, Origanonöl, Origanonöl-Paraffinmischung (je 24 St.) zur Paraffineinbettung; so liessen sich 20μ dicke Schnittserien herstellen.

Leider musste ich mich auf wenige Species beschränken, doch habe ich gerade Vertreter verschiedener Zonen und aus beiden Tribus der Amphisbaenidenfamilie untersucht (Strauch 25), nämlich die acrodonte Trogonophis Wiegmanni Kaup. und die

pleurodonten Amphisbaena Darwinii D. und B. und A. Strauchi (v. Bedr.)

Die Unterschiede gegenseitig sind geringe, gegenüber den andern Sauriern stets für alle im Grossen und Ganzen gleich; ich darf annehmen, dass andere Species nichts wesentlich Neues, wenn auch manche willkommene Ergänzung gebracht hätten; wenn ich in Folgendem der Kürze wegen von Amphisbaeniden spreche, kann es sich also immer nur um die untersuchten Species handeln.

Eine principielle Verschiedenheit oder eine etwa durch die Lebensweise bedingte ganz besonders reiche Differenzirung bietet das Geruchsorgan der Amphisbaeniden allerdings nicht gegenüber dem der anderen Saurier, doch fielen mir immerhin eine ganze Reihe bemerkenswerther Abweichungen auf. Ausser den weiter unten noch erwähnten in der Literatur niedergelegten Beobachtungen benützte ich zur Vergleichung eine Reihe Schnittserien durch Lacertenköpfe und ein Plattenmodell eines solchen, durch deren liebenswürdige Ueberlassung mich Herr Prof. Gaupp zu grossem Danke verpflichtete.

Die allen Sauriern zukommende Scheidung des Binnenraumes der Nase in Vorhöhle und eigentliche Nasenhöhle ist auch bei den Amphisbaeniden deutlich ausgeprägt. Durch die äussere Nasenöffnung gelangt man in einen von oben nach unten etwas abgeplatteten, sonst in jeder Richtung ungefähr gleichweiten Raum. Lateral besitzt das Dach nahe seinem Hinterrande eine seichte Ausbuchtung nach oben, während eine Vorhofsmuschel fehlt. Nach vorn ist die Höhle gewölbt abgeschlossen, und am inneren Ende der Hinterwand besteht die Communication mit der eigentlichen Nasenhöhle; eine durch den Rand der seitlichen Knorpelplatte, grössten Theils aber durch Bindegewebe und Schleimhaut gebildete Falte, schräg, fast sagittal gestellt, verengt, von oben her vorhangartig herabreichend, diese Oeffnung. Mit ihr beginnt als enger cylindrischer Gang die Nasenhöhle selbst, rasch zu einem ansehnlichen Raum sich erweiternd. Daraus, dass jene Verbindung beider Nasentheile ganz am medialen Ende der Vorhöhlenhinterwand liegt und dass weiter von hier aus die innere Höhle gerade nach hinten zieht, ergiebt sich die gegenseitige Lage beider Räume: Die Vorhöhle liegt in ihrer

Hauptsache vor und etwas lateral von der Haupthöhle, beide Vorhöhlen weit auseinander. Bei den meisten Sauriern scheint die Vorhöhle relativ grösser zu sein, ist auch meist mehr in die Länge entwickelt, z. B. bei Lacerta nach Born (4) „ein nur wenig aufsteigender, von vorn nach hinten verlaufender Gang, zu dem von der Apertura nasalis externa her eine Art Rinne quer nach innen und etwas nach vorn führt", nur bei Scincus ist „die Vorhöhle sehr kurz, das Pflasterepithel reicht kaum über den hinteren Rand der Apertura externa" (Born 5). Dagegen weicht das Lagerungsverhältniss von Vorhöhle und Jacobson'schem Organ bei den Amphisbaeniden von dem der anderen Saurier ab; während hier beide Theile der Nasenhöhle „mit einem grösseren oder kleineren Theile ihrer Länge über dem Jacobson'schen Organ" lagern (Born 4), findet sich bei den Doppelschleichen der Anfang dieses Gebildes erst weiter hinten unter der eigentlichen Nasenhöhle; ich muss auf diese Lage unten nochmals zurückkommen. Die Vorhöhle liegt sonach in ihrer ganzen Ausdehnung über dem Dach der Mundhöhle, von ihr knöchern, sonst knorplig oder bindegewebig begrenzt. Die Wandung ist also von Strecke zu Strecke recht wechselnd. Die laterale Wand ist grossentheils nur ideell, die Ebene der äusseren Nasenöffnung; ihre übrigen Theile bestehen aus Bindegewebe, erst am Uebergang in die eigentliche Höhle greift das knorpelige Dach etwas nach aussen über (Fig. 2 u. 9).

Diese Decke der Vorhöhle ist nämlich ganz aus Knorpel gebildet (Fig. 9). Erst über diesem Knorpel liegt das Os nasale, von dessen medialem Rande ein kleines Plättchen rechtwinklig abwärts zieht, sich an die Seitenfläche der Vertikallamelle des Praemaxillare anschmiegend (Fig. 2). Auch die gewölbte Vorderwand ist knorpelig; von dem nach oben gebogenen vorderen Theil der knorpeligen Nasenkapsel (s. u.) zieht eine annähernd gleich breite, bandartige Knorpelplatte nach vorn (Fig. 9 „obere Platte"), biegt sich nach abwärts um und geht im Bogen unten wieder rückwärts, dabei zugleich mehr lateral gelagert (Fig. 9 „untere Platte"). Man kann die Form dieses Bandes erhalten, wenn man die Schenkel eines Hufeisens senkrecht zur Hufeisenfläche entgegengesetzt auseinander zieht. Dadurch, dass das untere Ende derartig nach aussen gezogen ist, bildet diese Platte nur in ihrem vorderen Theil (Fig. 1) den Boden der Vorhöhle, ihr hinteres

(freies) Ende liegt lateral davon (Fig. 2 „untere Platte"). Hier wird der Boden durch Weichtheile gebildet. Medial geht nun eine Verbindung von dem oberen Schenkel des „Bandes" nach dem Septum, und diese differirt etwas bei den einzelnen Arten. Bei Trogonophis biegt sich der mediale Rand der Platte, in seiner Mitte etwas ausgezogen, nach abwärts; der dadurch entstehende breit aufsitzende Fortsatz verschmälert sich rasch, ja er wird zum runden, nach hinten ziehenden Stab, zu einer dünnen Knorpelspange (Fig. 2, 3 u. 9 *Sp.*). Sie convergirt mit der der andern Seite, beide vereinigen sich und setzen an der Mitte des Septums an, da wo dessen freier Vorderrand steil abwärts fällt.

Bei Amph. Darwinii bleibt der Knorpelstab breiter, bandartig, das Band ist etwa doppelt so hoch wie dick, hat aber sonst das Verhalten der Spange.

Amph. Strauchi endlich zeigt die mediale Umbiegung des Randes am Vorhöhlendach auf eine längere Strecke ausgedehnt; hier geht nicht nur eine schmale Spange ab, sondern der Dachknorpel selbst biegt sich in seiner Mitte abwärts und erreicht das bis hierher nach vorn stabförmig ausgezogene Septum.

Bei Amph. Darwinii giebt es ferner eine kleine Knorpelspange, die die obere und untere Platte (des Hufeisens) verbindet, so dass hier hinter der äusseren Nasenöffnung eine kleine Strecke weit eine korpelige laterale Wand besteht.

Der mediale Verschluss endlich der Vorhöhle ist knöchern. Er geht allmählich aus dem einwärts schräg aufsteigenden und hier auch aus Knochen zusammengesetzten Boden hervor, so dass man keine Grenze angeben kann. Es handelt sich hauptsächlich um das unpaare Os praemaxillare, indem sich, wie es Gaupp (8) für Lacerta schildert, „der aus den beiderseitigen Processus intranasales gebildete aufsteigende Theil des Zwischenkiefers zwischen die etwas divergirenden vorderen Kuppeln beider Nasenkapseln" einlagert. Hierbei bedingt aber der bei den Amphisbaeniden im Gegensatz zu allen untersuchten Sauriern bestehende Mangel einer knorpeligen Vorderwand der eigentlichen Nasenkapsel einige Änderungen gegen die dort bestehenden Verhältnisse.

Vorn wird hier die mediale Vorhöhlenwand dargestellt durch den seitlichen Abfall der aufsteigenden Praemaxillarlamelle (Processus intranasalis Gaupp) (Fig. 1), die ein ziemlich langes

sagittales Septum hervorgehen lässt; gerade der Uebergang aus dem horizontalen, vorn zum Alveolartheil verbreiterten Abschnitt in dieses Septum erscheint als dieser Wandantheil. Wenig weiter nach hinten legt sich das Vorderende des horizontalen Maxillarastes über das Praemaxillare (Fig. 2), seinerseits dessen Rolle als Vorhöhlenwand übernehmend, und auf seinem medialen Rande erscheint nun auch der Anfang des Septomaxillare; darin liegt eben der Unterschied gegenüber den Lacertiliern. Hier besteht die Innenwand aus dem Knorpel-Septum, das continuirlich zwischen die Vorhöhlen reicht und nach vorn in die vordere abschliessende Kuppel übergeht; „den Boden der ganzen Vorhöhle bis zum Vorderrande der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs bildet der Gaumenast des Maxillare superius, der nur ganz vorn durch den kurzen Processus palatinus des Intermaxillare vertreten wird.“ „Der innere und der hintere Rand des Gaumenfortsatzes des Maxillare superius umfassen zwingenförmig den verdickten, unteren freien Rand des Septums und den vorderen Rand der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs“ (Born 4 pag. 72). Der Haupttheil des Praemaxillare und dessen ganzer Processus intranasalis ist durch die knorpelige Kuppel von der direkten Begrenzung der Nasenvorhöhle ausgeschlossen. Bei den Amphisbaeniden sehen wir diese Verhältnisse Schritt für Schritt abgeändert. Amph. Strauchi hat, wie beschrieben, in der Mitte der Vorhöhle ein Stück weit eine vom Dach herabreichende Knorpelwand, hier begrenzt natürlich ebenfalls das Praemaxillare die Höhle nicht direct; Amph. Darwinii hat ganz vorn eine kurze Strecke weit obere und untere Platte des Hufeisenbandes verbunden (wie aussen neben der Nasenöffnung), so dass auch hier ein kleines Stück weit der Knochen nicht unmittelbar die Höhle schliesst. Bei beiden aber handelt es sich nur um kurze Strecken, und Trog. Wiegmanni endlich entbehrt der knorpeligen Innenwand vollständig. Nirgend geht jedenfalls das Septum in toto vorn in die beiden kuppelartigen Abschlüsse der Vorhöhlen nach rechts und links auseinander und in sie über, wie bei den andern Sauriern; es endet als Septum mit der Vordergrenze der Haupthöhle (geht höchstens als niedriger Stab noch weiter nach vorn). Eine Scheidung zwischen den Vorhöhlen müssen demnach die Knochen übernehmen. Vorn ist es das Praemaxillare allein, wie vorhin schon erwähnt; weiter rückwärts legt sich der innere

Rand des Gaumenfortsatzes des Maxillare frei endigend auf den des Praemaxillare. Gegen das Ende der Vorhöhle endlich ist auch das Septomaxillare betheiligt, als breite Platte beginnend, so dass hier eine kurze Strecke weit dreifacher Knochen die Innenwand bezw. den Boden der Vorhöhle (und Anfang der Haupthöhle) bildet (Fig. 2), das Septomaxillare, der Processus palatinus des Maxillare und des Praemaxillare. (Genaueres über das Septomaxillare s. u. beim Jacobson'schen Organ.)

Dass also, wie v. Bedriga (2) meint, die den Vorraum „begrenzende hyalinknorpelige Kapsel derjenigen bei den Sauria ähnelt,“ hält genauerer Nachforschung nicht Stand. Dort allerdings liegt die Vorhöhle innerhalb förmlicher mit „kuppelförmigen vorderen Enden“ versehener Kapseln und seitlich läuft (nach Born 4) „die Kuppel in zwei den Introitus narium umgürtende Knorpelstreifen aus“, (deren genauerer Bau bei genanntem Autor nachzusehen ist); bei den Amphisbaeniden ist all' dies sehr reducirt, von dem ganzen vorderen Theil der Kapsel blieben nur die beschriebenen Knorpel-Streifen; ich fand in Born's Arbeit keine Species, deren knorpelige Umhüllung der Vorhöhle so unvollständig ist, so grosse Lücken offen lässt.

Im hinteren Theil der Vorhöhle, da wo die laterale Hälfte des Bodens aus Weichtheilen besteht, kommt unter der Schleimhaut eine Menge cavernösen Gewebes vor. Leydig (13) schildert bei der Eidechse ausführlich, wie in der bindegewebigen Grundlage der Schleimhaut zwischen den stark ausgebildeten elastischen Fasernetzen zahlreiche Blutgefässe liegen, ja auch „einfache Bluträume in fast ähnlicher Weise, wie am erectilen Gewebe der Ruthe“. Bei meinen Thieren ist dieses cavernöse Gewebe noch stärker ausgebildet; an der genannten Stelle im Boden der Vorhöhle, auch noch unter dem Anfang der eigentlichen Nasenhöhle trifft man einen rundlichen Körper, der ganz daraus besteht (Fig. 2), der also ein Balkenwerk aus elastischen Fasern und glatten Muskeln mit Bluträumen und Gefässen erkennen lässt. Er ruht auf dem nach rückwärts ziehenden Ende der unteren Platte des Vorhöhlenknorpels auf, nur bei Amph. Darwinii auch von oben aussen her knorpelig begrenzt (durch jene Verbindungsspange). Neben diesem cavernösen Körper ist aber auch die ganze übrige Submucosa von lockerem Bau, von der der Eidechse nicht abweichend.

Die Schleimhaut bekleidet geschichtetes Pflasterepithel, ebenfalls wie bei der Eidechse. Hier sollen aber nach Born Drüsen ganz fehlen. Ich fand niedrige, blindsackartige Crypten, die ich fast als Schleimdrüsen ansprechen möchte; sie sind besonders an der medialen Wand angeordnet (Fig. 2). Hier ist die ganze Schleimhaut in sehr hohe zahlreiche Falten gelegt, welche das Lumen der Höhle stark verengen.

Schliesslich wäre noch zu erwähnen, dass der Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse, wie bei allen Sauriern, an der Grenze von Vorhöhle und Haupthöhle in jene an ihrer unteren äusseren Circumferenz einmündet. Er zieht von der Drüse aus, die ihre typische Lage hat, annähernd gerade nach vorn, aussen unten auf der knorpeligen Seitenwand der Nasenhöhle verlaufend (Fig. 3), dann kreuzt er den unteren Rand dieses Knorpels, so dass er innerhalb liegt; man sieht ihn im Querschnitt im unteren äusseren Winkel der eigentlichen Nasenhöhle, aber unterhalb der Schleimhaut gelagert, die er erst weiter vorn durchbricht, da wo mit der Vorhöhle das geschichtete Pflasterepithel beginnt.

Nervenstämmchen vom ersten Aste des Trigeminus traf ich, wie es auch Leydig angiebt, allenthalben; nach vorn aber, am vorderen Umfang der Nasenöffnung und in der ganzen Schnauze ist der Reichthum an sensiblen Nerven ganz hervorragend gross. Damit übereinstimmend ist der R. medialis narium (R. septi narium) auch noch vor der Nasenkapsel von ganz beträchtlicher Dicke.

Hier möchte ich noch — allerdings ohne den Zusammenhang mit dem eigentlichen Thema beweisen zu können — eines merkwürdigen Befundes gedenken, den ich bei allen untersuchten Serien machte und dem ich aus den Literaturangaben keinen gleichen zur Seite stellen kann. Ich stiess nämlich im Mundhöhlendach auf ein völlig isolirtes Knorpelstückchen. Im Bereich des Praemaxillare besteht ein sehr grosser Unterschied hinsichtlich des Mundhöhlendaches, wie es die Weichtheile und wie es deren knöcherne Unterlage begrenzen. Vom zahntragenden Zwischenkieferrand spannt sich die Schleimhaut quer herüber zur andern Seite, eine annähernd horizontale Decke für die Mundhöhle bildend. Der Knochen selbst, das Praemaxillare, wölbt sich dagegen in grossem Bogen hoch empor (Fig. 2).

Der dazwischen bleibende Raum wird durch sehr lockeres Bindegewebe ausgefüllt, reich versehen mit Lymphräumen und zahlreichen Blutgefässen, so dass es stellenweise geradezu cavernöse Beschaffenheit hat. Und als Stütze für dieses quer durch den Praemaxillarbogen ausgespannte Munddach zieht in der Mitte ein vertical gestelltes kleines Knorpelstäbchen von etwa 2 mm Länge und $^1/_2$ mm Dicke. Es ist von einer derben Bindegewebslage umkleidet und liegt mitten in dem beschriebenen Gewebe, so dass es den Knochen nicht berührt. Weiter hinten, im Gebiet des Maxillare, wo übrigens die Mundhöhlenschleimhaut dem viel schwächer gewölbten Knochen ziemlich nahe anliegt, findet man von Knorpel keine Spur. Die Frage, woher an dieser Stelle Knorpel kommt, ist nicht ganz leicht zu beantworten; sollte es sich um selbständig hier entstandene Verknorpelung handeln, wie z. B. Stieda (24) und Baumüller (1) von „accessorischen Knorpelkernen" berichten, die im Bereich des Unterkiefers bei gewissen Säugerembryonen vorkommen, allerdings dann wieder spurlos verschwinden. Oder aber war das Knorpelstückchen im Zusammenhang mit dem Nasenseptum, ehe die beiden Processus palatini des Praemaxillare zum unpaaren Knochen sich vereinigten, was ja später geschieht als die Vereinigung der Randtheile und der beiden Processus intranasales dieses Knochens (nach Gaupp 8). Erstreckte sich vom Nasenseptum eine Art Sporn nach vorn zu bis zum Munddach, eine Verlängerung des Septum, wie sie bei Vögeln bekanntlich häufig vorkommt? (Abbildungen bei Parker 27.) Mit der Reduction des Septum und nach Ausbildung des unpaaren Praemaxillare blieb eben dann das kleine Knorpelchen isolirt stehen, eine Annahme, die wohl mehr für sich hat als jene erste; Sicherheit können natürlich nur entwicklungsgeschichtliche Forschungen geben.

Zur Betrachtung der eigentlichen Nasenhöhle übergehend, will ich zuerst die knorpeligen und knöchernen Wände schildern sammt dem Jacobson'schen Knorpel, dann die Choanen und endlich den Thränennasengang untersuchen.

Einzig v. Bedriaga (2) bespricht die knorpeligen Parthien der inneren Nase, allerdings nur mit einigen Worten; er erwähnt ein „hyalinknorpeliges Septum nasi, das den Nasenraum der Länge nach in zwei theilt (Fig. 14)", ferner „eine knorpelige, vom Septum nasale entspringende Bekleidung" der Nasenhöhle. Nach

meinen Untersuchungen besitzt dieses knorpelige Nasengerüst folgende Form (vergl. Fig. 9 und 10).

Als Scheidewand zwischen beiden Seiten ist in der Mitte ein lückenloses, gleichmässig dickes Septum aufgestellt. Wie bei Lacerta [1]) steht es hinten „mit freiem Rande in einer schrägen Linie an“ (Fig. 10), aber während hier das Septum basal und in der Mitte je einen Fortsatz, einen sagittalen Streifen nach hinten sendet zur Bildung des Interorbitalseptums, „einer directen Fortsetzung des Nasenseptums“, so fehlt bei den Doppelschleichen der obere Fortsatz völlig, da ein Interorbitalseptum wie bei den andern Sauriern nicht existirt. Ich kann hier auf die eigenthümlichen osteologischen Verhältnisse des Amphisbaenenschädels nicht eingehen [2]), will nur erwähnen, dass nicht wie bei den Eidechsen „durch das hohe Septum interorbitale die Schädelhöhle beträchtlich dorsalwärts verlagert und in ihrer Ausdehnung stark reducirt ist“, vielmehr reicht die Gehirnkapsel bis an die Basis des Schädels (auch vorn) und grenzt noch ziemlich breit an die Ethmoidalregion, ähnlich wie es bei den Schlangen bekannt ist; ihr zu beiden Seiten (also nicht gegenseitig nur durch ein Septum getrennt) liegen die kleinen Augen. Und der einzige Rest des Interorbitalseptum ist ein feiner, ca 2,5 mm langer Knorpelstab (ich finde ihn auch in den Arbeiten, die sich mit der Osteologie des Amphisbaenenschädels befassen, nirgend erwähnt). Er zieht an der keilförmigen Basis der Gehirnkapsel auf einer Rinne nach hinten, die durch den Zusammentritt beider Ossa palatina zustande kommt. Die Form dieses Interorbitalknorpels ist nicht ganz gleich. Bei Amph. Strauchi ist er doppelt so hoch wie dick, hat also noch einen Anklang an eine septumartige Lamelle; ja in der Mitte hat das Knorpelplättchen sogar eine Lücke. Bei Amph. Darwinii dagegen und Trogonophis ist das Gebilde zu einem drehrunden, gleichdicken Stäbchen geworden (Fig. 10). Kurz vor dem hinteren Ende der Ossa palatina theilt sich der Knorpelstab in 2 winklig auseinandertretende

1) In der ganzen folgenden Beschreibung die Vergleichung mit den andern Sauriern nach Born (4), wenn nicht ein anderer Autor besonders genannt.

2) Vgl. darüber v. Bedriaga (2), Cope (6), Gervais (10), J. Müller (16), auch Smalian (21) und Versluys (26).



Aeste; diese liegen horizontal neben einander in einer Rinne auf der Unterseite des Sphenoid und endigen als dünne Knorpelfäden.

Zum Nasenseptum zurückkehrend, will ich noch erwähnen, dass sein freier Unterrand ziemlich glatt in der Horizontalen verläuft, indess nach oben das Septum nach rechts und links in zwei Platten auseinander weicht, welche das Dach der Nasenhöhle bilden.

Endlich ist der Vorderrand des Septum zu betrachten; hier, in der ganzen Vorderwand der Nasenkapsel macht sich der grösste Unterschied geltend gegen die Verhältnisse bei den anderen Echsen. Bei allen untersuchten Sauriern geht die Nasenscheidewand vorn „in die kuppelförmigen vorderen Enden der beiden Nasenkapseln" continuirlich über, sie spaltet sich vorn, zur vorderen Wand der Kuppel geworden, nach rechts und links auseinander. Nichts von all' dem bei den Amphisbaeniden! Hier endet das Septum vorn völlig frei. Schon am Hinterende der Jacobson'schen Knorpelplatte beginnt es niedriger zu werden, während zugleich das Dach hier aufhört (Fig. 4 u. 9); so entsteht ein von hinten nach vorn schräg abfallender freier Rand. Die höheren (hinteren) Parthien zeigen noch einen Rest der weiter rückwärts bestehenden Divergenz in die beiden Dächer in Form einer kleinen Gabelbildung ihres oberen Endes, die bei Amph. Strauchi besonders stark ausgebildet ist. Weiter vorn ist der freie Rand etwas verdickt zur Stütze für das Os septomaxillare. Gegen das vordere Ende zu wird der Dickendurchmesser der Höhe gleich (Fig. 3), aus dem Septum wird ein im Querschnitt etwa dreieckiger Knorpelstab. Nach vorn wird er bedeutend verbreitert und steht hier mit der Jacobson'schen Knorpelplatte in continuirlichem Zusammenhang (Fig. 9, rechts, *B*).

Bei den beiden Amphisbaena wird aus dem Knorpelbalken dann ein runder, sich nach vorn stets verdünnender Stab, der im Innern des Praemaxillare liegt und hier mit feiner Spitze endigt. Trogonophis dagegen zeigt den Septalbalken vorn in zwei runde, divergirende Aeste auseinandergehend (Fig. 9), die seitlich längs der Basis der aufsteigenden Praemaxillarlamelle aufruhen und hier frei endigen.

Der Beschreibung des schräg absteigenden vorderen Septalrandes ist noch zuzufügen, dass bei Trogonophis in seiner

Mitte sich die beiden vereinten Knorpelspangen (Fig. 9 *Sp.*) ansetzen, die vom Vorhöhlendach kommen. Sie sind wohl als der innere Rand, der allein stehengebliebene Rest der ganzen Dachparthie des vorderen Haupthöhlenabschnittes aufzufassen. Bei den beiden anderen Thieren geschieht die Vereinigung des Vorhöhlendachfortsatzes mit dem Septum erst weiter vorn, da wo dieses schon ganz niedrig ist.

Die auffallende gabelförmige Theilung des Septalendes bei Trogonophis erinnert zum Theil an die Verhältnisse, wie sie Born bei Scincus (officinalis) findet, wo die hier allerdings vorhandenen vorderen Nasenkuppeln „eine Strecke weit noch durch eine knorpelige Platte, zu der sich das Septum verbreitert und erniedrigt, mit einander verbunden“ sind. Schon aus dem bisher Gesagten ergiebt sich, wie unvollständig die „Kapseln“ sind, die die Nasenhöhlen umschliessen. Am wenigsten lückenhaft ist die Aussenwand. Die Decke beschränkt sich auf die hintere Hälfte; hier geht sie, wie erwähnt, aus dem Oberrand des Septum hervor, von ihm ziemlich rechtwinklig nach aussen ziehend. In sehr flacher Wölbung spannt sie sich dann hinüber, um wieder mit abgerundetem rechten Winkel in die Aussenwand abzufallen (Fig. 5). Ziemlich ebenso ist der Befund bei den anderen Sauriern auch, wo aber dann die Decke sich nach vorn weiter erstreckt, allmählich sich senkend; hier ist sie „in einem grossen Loche ausgeschnitten, das vom Os nasale zugedeckt wird“ (vergl. Born l. c. Taf. VI, Fig. 1 β). Dieser ganze Theil der Decke fehlt unseren Thieren; man kann hier nicht mehr von einem „grossen Loch“ in diesem Bezirk des Daches reden, vielmehr scheint das Dach in der Mitte der Nasenhöhle mit einem freien querverlaufenden Rand zu endigen. Doch ist der vordere Theil nicht spurlos verschwunden. Der Abschnitt, der seinen vordersten Rand, seinen Uebergang ins Septum zur Bildung der vorderen „Kuppel“ darstellen würde, ist in Form der schmalen Spange erhalten. Das Auseinanderweichen dieses Dachabschnittes, eben um die beiden Kuppeln der zwei Vorhöhlen zu bilden, zeigt sich noch in der Gabelbildung des wie beschrieben, vom Septalrand ausgehenden Knorpelstabes, ebenso in der Spaltbildung des vordersten zum runden Balken gewordenen Endes des Septum.

Die beim Eidechsenschädel bestehende „Lücke“ ist also hier so gross, dass man zuerst glaubt, das Dach ende in der

Mitte der Höhle völlig, erst genauere Ueberlegung zeigt, dass seine Contour von jenen Spangen fortgeführt ist.

Dieser grosse Defect über der vorderen Hälfte der Nasenhöhle ist nun vom Os nasale gedeckt. Dessen Aussenwand hat zwei Lippen (Fig. 3), eine laterale legt sich an das Os maxillare, eine mediale stützt sich auf den Rand der knorpeligen Aussenwand der Nasenkapsel. Nach Entfernung des Os nasale liegt also das ganze Naseninnere hier offen, man sieht (wie auf Fig. 9) auf das Jacobson'sche Organ (bezw. auf dessen Decke, das Os septomaxillare), man bemerkt die Vorragungen der Muscheln nach innen etc. Nahe seinem Vorderrande hat das Knorpeldach ein rundes Loch (*For. N.*, Fig. 9) zum Austritt des N. lateralis narium (externus narium), welcher die Nasendrüse innervirt; dies ist von Wichtigkeit für die Homologisirung dieser Knorpeltheile bei der Eidechse und unserer Schleiche. Dort zieht der Nerv nach Gaupp (7) durch die Spalte, die zwischen dem „oberen“, die Vorhöhle begrenzenden „Knorpelbogen“ und der lateralen Nasenwand klafft; diese Spalte ist bei Amphisbaeniden (ebenso wie das „Loch β“ Born's) in dem grossen Defect der Decke und Vorderwand aufgegangen; daher zieht der Nerv hier durch diesen Defect, nur durch eine schmale Knorpelspange an den Rand desselben, d. h. die vordere Kante des Daches angeheftet.

Die Aussenwand, wie beschrieben, aus dem Dach hervorgegangen, ist dadurch etwas complicirt, dass sie die Muschel trägt. Aber diese, wie der ganze Bau dieser Wand bleibt viel primitiver wie bei der Eidechse. Man kann sich die Form sehr gut vorstellen, wenn man sich in die zuerst gerade herunterziehende (weiche) Wand mit dem Daumen von der Seite her einen tiefen Eindruck gemacht denkt, wenn ich eine auch von Born gebrauchte Vergleichung wählen darf.

Diesem Eindruck (Fig. 5 u. 9 „Muschel“) entspricht natürlich auf der Innenseite ein rundlicher, ohne weitere Sculptur bleibender Wulst oder Höcker. Die Muschel beschränkt sich auf die Parthie der Nase, welche ein knorpeliges Dach trägt, also auf die hintere Hälfte; in diesem Bezirk hat die Seitenwand auch einen unteren freien Rand (Fig. 9 †), da ein Boden der Nasenhöhle hier völlig fehlt. Weiter vorn dagegen krempelt sich ihr unteres Ende nach innen um, den Beginn eines Bodens dar-

stellend, aber es bleibt bei diesem Beginnen, die Bodenbildung reicht nicht weiter einwärts, sondern endet frei; nur an einer Stelle geht von diesem freien Rand ein schmaler Balken schräg nach vorn (Fig. 9*B*) und verwächst mit dem Jacobson'schen Knorpel. Nur bei Amph.-Strauchi ist dieser Balken breit, so dass der Jacobson'sche Knorpel fast in seiner ganzen Ausdehnung mit der Seitenwand in Verbindung steht. Da wo die Seitenwand anfängt, sich nach dem Boden hin umzubiegen, verliert sie andererseits an Höhe; hier ist ja kein Dach mehr, sie endet also oben ebenfalls mit freiem Rand, und dieser senkt sich nach vorn gleichmässig ab.

Wenn endlich die Seitenfläche ganz schmal geworden ist[1], tritt eine kleine Aenderung in ihrem Laufe ein, sie wölbt sich mehr nach aussen, wird etwas breiter: der Bezirk der Vorhöhle beginnt und die Seitenwand ist zu dem oben beschriebenen vorwärtsziehenden Schenkel des hufeisenförmigen Knorpelbandes geworden. Wie bereits angedeutet, weichen die anderen Saurier alle mehr oder weniger im Bau ihrer Muschel von den dargestellten Verhältnissen ab, ebenso in einigen anderen Details des Seiten- und Bodenabschnittes. Ein besonderes, jenen zukommendes Foramen darin für den Ramus ethmoidalis des Trigeminus ist natürlich unnöthig, die betr. ganze Strecke des Bodens fehlt hier.

An Stelle des schmalen Balkens (*B*) zwischen Jacobson-schem Knorpel und Bodentheil besteht bei Eidechsen völlige Verwachsung, nur eine „deutlich sichtbare Rinne" zeigt die Grenze an. Wenn endlich die Muschel bei den von mir untersuchten Thieren nur einen einfachen Eindruck und innen entsprechend einen Wulst darbietet, so besitzen die Eidechsen eine tiefe „handschuhfingerförmige Einstülpung" nach hinten und innen, eine Muschelröhre, Nischen nach vorn etc., endlich eine grosse ausgesparte Lücke in dieser Seitenwand. Andere Saurier weisen noch complicirteren Bau der Muschel auf, während man bei einigen Annährung an die geschilderte einfache Form findet. So haben z. B. die Scince und Ascaloboten ebenfalls eine völlig geschlossene Seitenwand, die Muschel der acrodonten Eunotes

1) Auf Fig. 9 durch die Wölbung der Vorhöhle verdeckt; etwas innerhalb der punktirten Linie mit der Bezeichnung Proc. paramax.

(Draco, Grammatophora, pleurodonte nicht) ist von der primitiven unserer Amphisbaenen erst weniger abgewichen als die der andern Saurier, ist noch eine einfache, aber in eine Platte zugeschärfte Einbuchtung, nur Sceloporus hat eine ganz ebenso schlecht ausgebildete Muschel, „eine sehr seichte Einbiegung der oberen Wand".

Nun sind noch zwei kleine Fortsätze zu erwähnen, die man an dem hinteren Ende der Seitenwand wahrnimmt. Unten setzt sich bei Amph. Strauchi gerade, bei den andern hackenförmig abwärts und wieder einwärts gebogen ein kurzes, ziemlich breites Knorpelstück an das Ende der Seitenwand, das „den Thränencanal an der inneren Seite eine Strecke weit nach hinten begleitet" (Fig. 8 u. 9 Proc. max. post.); darnach wäre dieser Fortsatz dem von Solger (22) zuerst genannten, bei Born überall nachgewiesenen Processus maxillaris posterior, wie ihn Gaupp (8) nennt, gleich zu achten. Aber er ist hier ausserordentlich kurz, „nach hinten" folgt er dem Thränencanal nur sehr wenig (liegt aber sonst zu ihm wie bei den Eidechsen). Auch seine krumme, abwärts gerichtete Gestalt ist auffallend, bei den andern Sauriern ist er ein rundlicher Stab, der nach rückwärts zieht. An seiner Ansatzstelle findet man ein rundes Loch, das durch Bindegewebe geschlossen ist (Fig. 8); Nerv oder Blutgefäss sah ich hier nicht durchtreten.

Ein zweiter Fortsatz, eine platte, stumpfe, niedrige Prominenz sitzt weiter oben, da wo sich Dach, Rück- und Seitenfläche treffen; er ragt in die Masse der Nasendrüse ein, dient ihr wohl zur Stütze (Fig. 9 *). Bei Born ist er nicht erwähnt, ich selbst fand ihn in den Schnittserien von Lacerta und Anguis ebenfalls nicht. Umgekehrt fehlt den Doppelschleichen der Processus maxillaris anterior (Gaupp 8), ein kurzer, wie der posterior auf dem Processus palatinus Ossis maxillaris aufruhender Fortsatz.

Als letzte Strecke der eigentlichen Nasenkapsel ist nun noch ihre hintere Begrenzung zu betrachten, die „Pars plana", wie sie Gaupp mit W. K. Parker nennt. Sie geht aus dem Dach und der Seitenwand continuirlich hervor; da wo die rechte und linke zur Vereinigung kämen, ist eine grosse Lücke freigelassen, das Foramen olfactorium (Fig. 10). In seiner Mitte zieht der hintere freie Rand der Nasenscheidewand herunter, bleibt

aber vor der Ebene des Foramen etwas ins Innere der Nase abgerückt. Bei Trogonophis verläuft dieser freie Rand fast senkrecht, bei den beiden Amphisbaenen, wo die ganze Pars plana mehr nach hinten ausgewölbt ist, zieht er schräg nach hinten abwärts.

Das ganze Riechnervenloch ist bei allen Amphisbaeniden viel mehr heruntergerückt gegenüber dem der Eidechsen, seine Ebene ist fast senkrecht; bei diesen dagegen greift sein oberer Rand mehr in das Dach ein, seine Ebene ist schief von vorn oben nach hinten unten, der Riechnerv kommt mehr von oben wie von hinten. Bei den übrigen Sauriern spannt sich ferner von der Mitte des Ausschnittes der Hinterwand jederseits „ein rundlicher Knorpelbalken unter dem Riechhirn nach rückwärts“ (Born), geht hier in das Solum supraseptale über (Gaupp), wodurch eine Vereinigung mit dem Interorbitalseptum hergestellt ist. Mit der mangelnden Ausbildung dieses Septum bei den Amphisbaeniden fehlen auch jene Balken völlig, der Rand des Foramen olfactorium ist ganz glatt. Dagegen besitzen sie wie die anderen Familien die Cartilago paraseptalis (Spurgat, Seydel), die Hinterwand ist neben dem Septum „schalenartig nach vorn gebogen“ (Born) (Fig. 10) und begleitet als eben genannter Knorpel die untere Hälfte des Septum vorwärts. Bei Trogonophis ist er höher als sonst bei Eidechsen, wo er von unten her den Septalrand nicht überragt. Hier zieht der Septalrand längs seiner Mitte (Fig. 5 u. 8); erst weiter vorn wird er niedrig, von der den Lacertiliern gewohnten Form und geht endlich wie dort, in den Jacobsonschen Knorpel über.

Bei beiden Amphisbaena dagegen wird die Cartilago paraseptalis nach vorn, sobald sie die Nasenhöhle betritt, sehr niedrig. Es sind hier nur kleine Knorpelstückchen längs des unteren Randes des Septum, endlich kleine runde Stäbchen (Fig. 6), bei Amph. Darwinii sogar streckenweise (kurz hinter dem Jacobsonschen Organ) ganz verschwindend.

Eine Bildung, die sonst bei Sauriern meines Wissens nicht beobachtet wurde, fand ich noch bei Trogonophis (nur hier): zwei kleine Knorpelstücke, die jederseits lateral neben der Cartilago paraseptalis sitzen. Ehe die Pars plana der Hinterwand zur Bildung der Paraseptalknorpel sich nahe der Medianebene nach vorwärts umschlägt, entsendet sie von ihrer Vorderseite ein kleines

Knorpelplättchen, das jenem parallel nach vorn zieht und frei endet. Ich nenne es Processus praeplanaris (Fig. 8 u. 10). Es ruht auf dem Randtheil des Vomer auf, und nach vorn fügt sich seinem Ende das Septomaxillare an.

Dieser Fortsatz schliesst den zwischen ihm und dem Paraseptalknorpel vor- und abwärtstretenden Olfactoriustheil, der das Jacobson'sche Organ versorgt, von der Nasenhöhle ab, so dass diese Nervenzüge vollständig in der nach hinten durch diesen Knorpel verlängerten Jacobson'schen Höhle verlaufen.

Einen entsprechenden Theil am Knorpelskelet der Eidechse konnte ich nicht finden, wie er auch den anderen Amphisbaenen fehlt; vielleicht würde die Entwicklungsgeschichte Aufschluss geben [1]). Endlich mag noch ein Knorpel der Eidechse erwähnt werden; Gaupp (8) beschreibt „eine Kette kleiner Knorpelstückchen, die sich auf bestimmten Stadien vom hinteren Ende der Cartilago paraseptalis auf dem Palatinum nach aussen bis nahe an das hintere Ende des Processus maxillaris posterior erstrecken, und an deren Stelle ich (Gaupp) auch einmal einen mit der Cartilago paraseptalis zusammenhängenden Knorpelfortsatz fand".

Von all' dem war bei meinen (erwachsenen!) Thieren keine Spur; mit dem vorhin beschriebenen Knorpel hat diese Bildung sicher nichts zu thun, sie liegt auf der anderen Seite (rückwärts) der Hinterwand und steht mit Palatinum und Processus maxillaris post. in Beziehung.

Vom ganzen knorpeligen Nasenskelet bleibt nun nur noch der Jacobson'sche Knorpel. Er liegt in toto weiter zurück wie der aller übrigen Eidechsen; über ihm findet sich nur die Haupthöhle der Nase, doch wechselt auch bei jenen seine Lage mannigfaltig bei den einzelnen Familien. An Grösse und Ausbildung kommt er dem der Eidechsen nicht gleich, wo eine förmliche Knorpelschüssel gebildet ist, vielmehr wird das Jacobson'sche Organ wie bei Scincus und anderen grossentheils knöchern begrenzt. Während bei Amph. Strauchi wenigstens lateral eine Aufwärtsbiegung der Knorpelplatte stattfindet, sodass hier die „Schüssel"

1) Mihalkovics (15) bildet ein der Lage nach diesem ähnliches Knorpelstückchen bei Emys europaea ab, ohne dessen im Text Erwähnung zu thun.

angedeutet ist, findet sich bei den andern Doppelschleichen nur eine flache, annähernd 4eckige horizontale Knorpelplatte, die median bis hart an das Septum reicht, von ihm durch einen engen „von Bindegewebe ausgefüllten Schlitz getrennt“ (Fig. 4), nur weiter vorn, da wo das Septum dick und stark verbreitert ist, besteht eine directe Vereinigung; dieser Ecke gegenüber an der Aussenseite zieht die Knorpelspange (Fig. 9 *B*) zur Seitenwand der Nasenkapsel, wie schon beschrieben wurde. Der hintere Rand der Knorpelplatte ist unter starker Verdickung zu einem quer stehenden Walle aufwärts gestülpt, er dient zur Stütze des „pilzförmigen Wulstes“ im Inneren der Jacobson'schen Höhle (Fig. 4). Ebenso wie beide vorderen tragen auch beide hinteren Ecken der Platte Fortsätze, die innere geht in den Paraseptalknorpel über, die äussere ist stark nach abwärts gebogen und verlängert und geht in einen bei Trogonophis sehr langen, bei den anderen kürzeren, runden, nach hinten ziehenden Knorpelstab über, wie er von Solger (22) zuerst für Python gefunden wurde (Fig. 4—10 Proc. paramax). Er ist bei Eidechsen z. B. sehr kurz, aber bei Ascaloboten noch viel stärker entwickelt als bei Trogonophis; sehr dünn ist er bei Amph. Strauchi (Fig. 6). Er begleitet „den medialen Rand der Gaumenplatte des Os maxillare“, die laterale Lippe der Gaumenrinne stützend, ich möchte ihn Processus paramaxillaris nennen.

Wie aus dieser Schilderung hervorgeht, ist das knorpelige Nasengerüst weit davon entfernt, eine geschlossene „Kapsel“ darzustellen, eine ganze Reihe von Knochen ist vielmehr nöthig, um die zahlreichen Lücken und Oeffnungen zu decken. Wie das bei der Vorhöhle geschieht, habe ich bereits erörtert, ich will an jene Verhältnisse anknüpfen und zuerst die Anordnung der Knochen am Boden der Nasenhöhle wiederzugeben versuchen. Unter der Vorhöhle sahen wir neben dem Processus palatinus des Os praemaxillare und maxillare auch noch das vorderste Ende der Septomaxillarplatte (Fig. 2). Weiter rückwärts entwickelt sich dann der Palatinfortsatz des Maxillare mächtig, zugleich wird der des Praemaxillare immer kleiner, um schliesslich als schmales Knochenplättchen zu enden, das jederseits unter jenem liegt (Fig. 3).

Hier erscheint auch schon das Vorderende der paarigen

Vomer, sich dem medialen Rand der horizontalen Oberkieferplatte zu ihrer Verlängerung anfügend. Vomer und das Ende dieser Platte bieten eine feste Unterlage für den Jacobson'schen Knorpel, weiter hinten bilden diese beiden Knochen den Boden der Nasenhöhle allein (ohne Knorpel). Der durch sie abgeschlossene Nasenraum wird nun durch das Septomaxillare in zwei ungleiche Räume getheilt, die Nasenhöhle und die Höhle des Jacobson-schen Organs. Das Septomaxillare stellt also eine schräg ausgespannte, von vorn nach hinten ziehende Knochenplatte dar, die das Jacobson'sche Organ deckt. Bei Sauriern (und Ophidiern) erfuhr der Knochen schon früher wiederholt genauere Untersuchung (Parker, Gegenbaur, Solger, Born), er stützt sich, wie es neuerdings Gaupp (8) für Lacerta angiebt, „mit seinem medialen Rande auf eine longitudinale Leiste des knorpeligen Nasen-Septum, mit seinem lateralen Rande auf eine Leiste am inneren Umfang der lateralen Nasenwand, in seinem vordersten Abschnitt auch noch auf den Rand der Knorpelschaale, die das Jacobson'sche Organ enthält".

Dieses Verhalten scheint den Sauriern im Allgemeinen zuzukommen. Born (4), der ja so zahlreiche Species untersuchte, macht wenigstens keinerlei abweichende Angaben. Dagegen behauptet Siebenrock (20) für einige canarische Lacertenarten (Lacerta Simonyi) in seiner ausführlichen Beschreibung des Skeletes: „Die mediale Kante des Turbinale stösst mit der gleichnamigen des andern Turbinale zusammen und bildet einen senkrecht emporragenden Kamm, welcher an die untere Fläche des Processus nasalis des Maxillare[1]) reicht und theilweise zum Aufbaue der Nasenscheidewand beiträgt." Wenn der Bau des knorpeligen Nasenskeletes der von Siebenrock untersuchten Lacerta-Arten nicht von dem der europäischen Arten ganz bedeutend und in wesentlichen Punkten abweicht — und das ist doch sicher nicht anzunehmen — dann ist der angegebene Befund unmöglich richtig.

Das knorpelige Septum trennt beide Nasenhälften, die beiderseitigen Nasenhöhlen völlig, wie sollten da beide im Inneren lagernden Septomaxillaria mit ihrem medialen Rand zusammenstossen? Ferner schliesst die vordere Kuppel der Nasenkapsel

1) Soll wohl Praemaxillare heissen?

den Nasenhohlraum und damit das Jacobson'sche Organ sammt dessen Decke, d. h. dem Septomaxillare nach vorn und oben völlig ab; dieses kann sich also hier nicht mit anderen Knochen (mit dem Processus nasalis (-intranasalis?) des Praemaxillare oder Maxillare) verbinden. Wie Born sagt, ist der mediale Rand des Septomaxillare nur „am Septum etwas hinaufgeschlagen", und mir möchte fast scheinen, als ob Siebenrock nach Entfernung des Knorpels bei der Präparation (Maceration) — die Knorpelplatte ist sehr dünn — an dieser Stelle die Vereinigung der beiderseitigen Knochen, eine gemeinsame Kammbildung annahm, wo in Wirklichkeit noch ein dünnes Knorpelplättchen dazwischen lag, dessen Verlust bei der Zartheit des Objectes leicht erklärlich ist. Mit aller Bestimmtheit kann ich von unseren Lacertaarten angeben, dass die Septomaxillaria weder sich gegenseitig noch das Praemaxillare berühren, was mir durch das Fehlen einer derartigen Behauptung bei den anderen Autoren bestätigt scheint. Auch bei Platydactylus liegen die Verhältnisse wie bei Lacerta; über die andern Saurier habe ich keine Erfahrung, Siebenrock giebt denselben Befund auch in den betreffenden bekannten Arbeiten für eine Anzahl anderer Saurierfamilien.

Ganz anders liegen nun die Verhältnisse bei meinen Amphisbaeniden. Alles was bei Lacerten dazu diente, gegen die Siebenrock'sche Behauptung zu zeugen, das völlig durchgehende Septum, ein kapselförmiger Abschluss der Nasenhöhle (und Vorhöhle) nach vorne und oben, alles dies fehlt den Doppelschleichen. Die ganze vordere Hälfte der Nasenhöhle hat weder ein abschliessendes Septum noch Dach! Hier war jener Befund möglich, und er ist thatsächlich vorhanden.

Allerdings konnte er sich nicht überall gleich deutlich ausprägen, weil die Länge des Praemaxillarfortsatzes hierbei sehr in Betracht kommt. Am vollständigsten ist er bei Trogonophis, wo sich folgende Anordnung der Knochen findet. Das Septomaxillare, vorn, wie beschrieben, eine ganz schmale Platte, sendet in der Höhe des Vorderrandes des Jacobson'schen Knorpels eine senkrechte kleine Knochenlamelle zu diesem als Vorderwand der Jacobson'schen Höhle. Sie stützt sich auf den Vorderrand des Jacobson'schen Knorpels und den Gaumenfortsatz des Oberkiefers. Die nach hinten ziehende septomaxillare Knochenplatte

hat einen sehr stark verdickten medialen Rand (sagittal verlaufend). Die Verdickung ist derart, dass dorsal wie ventral von der Platte eine Art Leiste gebildet wird, wie ein Querschnitt (Fig. 3) sehr deutlich zeigt. Die untere Leiste bleibt von der entsprechenden der andern Körperhälfte etwas ab, und zwischen beide schiebt sich der obere freie Rand des hier ganz niedrig beginnenden Nasen-Septum, so dass er zwingenartig vom Knochen umfasst ist. Die obere Leiste hat zwei Facetten, eine legt sich an die entsprechende des Gegenstückes, die andere an den unteren freien Rand des Processus intranasalis Ossis praemaxillaris.

Bei Amph. Strauchi variiren die Verhältnisse insofern, als die obere Leiste der Länge nach drei Facetten hat; zunächst eine kleine für die entsprechende des andern Septomaxillare, wobei zu bemerken ist, dass das Knorpelseptum schon früher relativ hoch wird, so dass sich die beiden Knochen nur ganz vorn und nur mit einer sehr schmalen Zone berühren. Die beiden absteigenden Plättchen der Nasalia (die man in den Querschnitten Fig. 3 u. 4 sieht, bei Trogonophis) kommen in der Mittellinie zur Berührung, drängen also den Praemaxillarfortsatz von der Septalbildung ab. Für sie ist die zweite Facette des Septomaxillare, und die dritte dient dem medialen Rand des knorpeligen Nasendaches zum Widerlager, sieht also lateralwärts.

Hier findet man also die Septomaxillaria nur in geringem Maasse gegenseitig in Berührung, die Anordnung wird der bei den Eidechsen bestehenden etwas genähert. Ganz dieser ähnlich wird sie endlich bei Aphisbaena Darwinii, wo die knorpelige Nasenscheidewand bis relativ weit nach vorn einen Y-förmig gespaltenen oberen Rand hat; in diese Rinne legen sich die vereinigten Enden der Nasalia ein und trennen damit die Septomaxillaria völlig von einander ab; diese stossen dann oben nur an das Septum und das Nasale. Ein Unterschied gegen die Eidechsen bleibt darin bestehen, dass die Nasalia die Trennung besorgen, statt dass, wie dort, die knorpelige Nasendecke in das knorpelige Septum continuirlich übergeht, aber der Effect ist der gleiche, die beiderseitigen Septomaxillaria berühren sich nicht.

Etwas weiter nach rückwärts ist dann der Bau dieser Nasenscheidewand bei allen meinen untersuchten Objecten gleich. Sobald das Septum höher wird, tritt der sich daran anlegende Rand

des Septomaxillare etwas tiefer, bis endlich das Septum oben zur Bildung des Daches in zwei Blätter auseinander weicht. Hier erst besteht ein völliger knorpeliger Abschluss zwischen rechts und links, von hier an haben die beiderseitigen Septomaxillaria natürlich gar keinen gegenseitigen Zusammenhang mehr, sondern der mediale Rand des Knochens legt sich an eine sagittal ziehende sehr schwache Verdickung am Septum an (wie es bei Lacerta längs des ganzen Septomaxillare geschieht) (Fig. 4). Der Rand ist auch hier nach oben und unten verbreitert. Da wo der Paraseptalknorpel anfängt, hoch über den Unterrand des Septum hervorzuragen (Fig. 5) stützt sich die untere Lippe des Septomaxillarrandes z. Th. auf diesen Knorpel auf. Wie Siebenrock auch für Lacerta angiebt, wird die mediale Kante „an ihrer kammförmigen Erhöhung in sagittaler Richtung von einem Nervencanal durchbohrt". Der Nerv, es ist der schon genannte Ramus medialis narium, zieht zuerst jederseits neben dem Septum hart unter dem Dach nach vorn (Fig. 4), liegt dann in einer auf dem Septomaxillarrand befindlichen Rinne (Fig. 3), die sich weiter vorn zum Canal schliesst, bis ihn endlich Septomaxillare und Praemaxillare zwischen sich passiren lassen (Fig. 2) und er über diesen Knochen abwärts seiner Endausbreitung entgegengeht.

Der laterale Rand des Septomaxillare ist nicht gerade sagittal, sondern in nach aussen convexem Bogen geführt, so dass die Platte, welche dieser Knochen bildet, in der Mitte am breitesten, vorn und hinten schmal ist. Dieser laterale Rand ist nicht erheblich verdickt, sondern nur stark verbreitert (Fig. 3) und diese Verbreiterung stützt sich auf den Processus palatinus des Oberkiefers, bildet hier den Boden der Nasenhöhle. Die kurze Strecke weit, wo ein knorpeliger Nasenhöhlenboden besteht, dient dieser als Stütze, wobei der Rand zweilippig wird. Bei Amph. Strauchi lehnt er sich auf den Rand des hier ja schüsselartig gewölbten Jacobson'schen Knorpels. Weiter hinten trägt ihn wieder der Oberkiefer, während die mediale Lippe an den lateralen Rand der Vomerplatte stösst (Fig. 5). An dieser Stelle hilft ein kleines Stück weit das Septomaxillare das Mundhöhlendach (bezw. die Wand der Gaumenrinne) bilden. Noch weiter hinten, im Bereich der Choane, die den Oberkiefer nicht mehr nach der Mitte zum Vomer herübergreifen lässt, ruht das

Ende des Septomaxillare allein auf dem Rande des Vomer auf. Gleich darauf endet der Knochen mit leicht eingebogenem Rand, welchen bei Trogonophis medial eine Bindegewebsschicht mit dem kleinen Processus praeplanaris fest verbindet, wie schon erwähnt wurde.

Ueber die andern Knochen am Boden der Nasenhöhle ist wenig mehr zu berichten. Die Vomera der Amph. Strauchi besitzen vorn an ihrer medialen Seite eine aufsteigende dünne Platte; diese beiderseitigen Lamellen legen sich aneinander (Fig. 6) und bilden zwischen den Jacobson'schen Organen eine Art Septum unterhalb des Knorpelseptum. Gaupp (8) giebt ferner an — und das gilt auch für die Amphisbaeniden — dass der Vomer mit seiner Pars ascendens die Cartilago paraseptalis von innen her deckt (Fig. 7). Sehr bald (nach rückwärts) übernimmt das Palatinum diese Stütze, während der Vomer seitlich von genanntem Knorpel eine Lamelle in die Höhe sendet (Fig. 8), deren eines Ende auch dem mehrfach genannten Processus praeplanaris neben dem paraseptalis als Widerlager dient. Gleich hinter dem Bereich der Choane wird die Vomerplatte sehr klein, während sich das Palatinum entfaltet und die Gaumenrinne allein begrenzt (Fig. 7 u. 8).

Lateral wird ausserhalb der knorpeligen Nasenwand diese selbst, ihre Muscheleinstülpung wie die darin liegende Nasendrüse vom aufsteigenden Maxillartheil umschlossen, oben reiht sich zur Deckung der grossen Lücke das Nasale an, weiter hinten die Frontalia und Lacrymalia. Bei Trogonophis sind diese beiden sehr klein, liegen vollständig eingeschlossen zwischen Nasale, Maxillare und Parietale, überall mit tiefer Zickzacknaht angrenzend (Fig. 5) [vergl. die Schädelabbildung bei Gervais (10)].

Diese knorpeligen und knöchernen Wandungen umschliessen nun den Hohlraum, den wir als Nasenhaupthöhle bezeichnen. Er verläuft etwas ansteigend von vorn nach hinten. Ein Querschnitt durch den Ausguss der Höhlung hätte die Form eines sehr flachen Ovals, dessen Längsaxe von innen oben nach unten aussen verlaufen und sich in der Verlängerung über dem Kopfe mit der anderseitigen fast rechtwinklig schneiden würde. Ueber dem Jacobson'schen Organ ist die Unterwand des Ovals etwas abgeflacht, sonst ist es ziemlich regelmässig (Fig. 3). Nach hinten

wird es etwas grösser, und hier erleidet die Höhlung von aussen oben eine Einbuchtung durch den Muschelwulst, dadurch erhält ein Ausgussquerschnitt die Form eines ȷ bezw. ɩ (Fig. 5).

Diese ausserordentlich einfache Form des Nasenhöhlenlumens ist bedingt durch den einfachen Bau der Muschel. Bei den meisten Sauriern verursacht die tief einspringende, auf dünnem, langem Stiele sitzende Muschel eine viel complicirtere Gestaltung des Nasenhohlraums; so gleicht dieser bei Eidechsen „auf dem Frontalschnitt anfangs einem nach aussen gebogenen Oval, bald aber einem rechtwinklig um den Wulst (sc. der Muschel) geknickten Bande", und noch weiter hinten hat er „die Form eines Bandes, welches so im Kreis gekrümmt ist, dass das obere Ende das horizontal liegende untere beinahe an der Spitze berührt". Der vordere einfache Abschnitt entspricht also ganz gut den Verhältnissen der Amphisbaeniden, die darin noch an primitivere Stadien erinnern. Auf der convexen Seite des gebogenen Raumes nicht allzuweit oberhalb des spitzigen Grundes ist die Oeffnung nach dem Gaumen zu angebracht, die innere Choane (Fig. 7), durch die man in die Gaumenrinne gelangt. Diese Rinne bietet nun, ebenso wie die Ausmündung des Thränennasenganges, bei den einzelnen Arten verschiedene Verhältnisse dar.

Bei Trogonophis gleicht sie der der Eidechsen, wo Leydig (13) die „lyraförmige" Furche am Gaumendach abbildet; auch ihr hinteres Ende ist wie bei jenen Thieren, die beiden Rinnen rücken nach und nach verbreitert und vertieft zusammen, „um sich in einer . . . in der Medianlinie weiter nach hinten ziehenden Furche zu vereinigen" (Born). Aber abweichend von den meisten Sauriern ist das vordere Ende nicht zugleich die Stelle der Ausmündung für das Jacobson'sche Organ, vielmehr beginnen die Furchen blind und sehr seicht, während jene nach rückwärts verlagert ist. Weiter hinten ist die Rinne sehr tief, eine in das Munddach schräg einspringende sehr enge Spalte. In diese mündet von oben her die Nasenhöhle, und zwar ist diese Mündung ein deren ganzes hinteres Drittel einnehmender Schlitz; dieser Befund steht in der Mitte zwischen dem der meisten Saurier, wo die Choanen einen rundlichen Gang darstellen und dem der Eunotes, wo sich dieser Schlitz längs des ganzen Bodens der Nasenhöhle erstreckt.

Im Bereich der Choane findet sich lateral neben der Gaumen-

rinne eine kleine, blinde, schräg lateralziehende Furche im Gaumendach (Fig. 8*), wie derartige Bildungen mehrfach bei den einzelnen Sauriern an verschiedenen Stellen beschrieben sind.

Die Begrenzung der Rinnenstrecke zwischen der Einmündung des Nasenraumes („innere Choane") und ihrer Mündung am Gaumendach („äussere Choane") habe ich bereits erwähnt, es ist der Vomer und an einer Stelle der Rand des Septomaxillare von innen, der Processus palatinus maxillae und der ihm anliegende Processus paramaxillaris des Jacobson'schen Knorpels von aussen her (Fig. 5 und 7).

Die innere Choane nimmt nun in ihrem caudalen Abschnitt nicht den Grund der gebogenen Rinne ein — die Verhältnisse gleichen sehr denen der Ascaloboten — sondern mündet in ihre höchste Stelle, während der Grund lateral unter den Ansatz der Muschel sich erstreckt und dabei vom Processus maxillaris posterior (dem hackenförmigen Knorpelfortsatz hinten unten an der Nasenkapsel) bedacht wird, dessen Aussenseite dem Thränenkanal als Wand dient (Fig. 8).

Ganz anders ist der Bau der „Rinne" bei den beiden Amphisbaenaarten.

Hier ist ihre Mitte verstrichen, nur der hintere Theil im Bereich der Choane und der vordere in der Gegend des Ausführungsganges des Jacobson'schen Organes ist erhalten geblieben.

Vor diesem Gang geht die Rinne allmählich seicht werdend blind aus, hinter ihm endet sie ganz plötzlich; wie wir nachher sehen werden, ist es kein Ende, sondern eine Verlagerung in die Tiefe, ein oberflächlicher Verschluss. Hinter der Choane besteht dann wieder der gleiche Bau wie bei Trogonophis und den Eidechsen überhaupt.

Recht eigenthümlich sind nun die Befunde, die ich hinsichtlich der Mündung des Thränencanales machte. Sie stimmen zum Theil genau mit denen überein, die Born für Ascaloboten angiebt, abweichend von denjenigen anderer Saurier. (Das Augenende verlangt gesonderte Besprechung, s. u.) Im Bereich der Choane wird der Thränencanal nur durch Bindegewebe (und ein kleines Stück durch den erwähnten Processus maxillaris posterior) von der Gaumenrinne abgegrenzt, er liegt in einer von „Binde-

gewebe abgeschlossenen Rinne, die unten von der Gaumenplatte des Maxillare, aussen vom aufsteigenden Aste desselben Knochens und oben von der horizontalen Ursprungsplatte der Muschel gebildet wird", wie Born von den Ascaloboten sagt und wie es für die Amphisbaenen genau zutrifft, wenn ich für „Ursprungsplatte der Muschel" „unteren Schenkel des Muschelwulstes" setze. An dieser Stelle mündet nun bekanntlich bei den Eidechsen der Thränencanal innerhalb der Choane aus; bei Doppelschleichen aber, ebenso wie „bei den Ascaloboten findet sich die Ausmündungsstelle in die Rinne am Anfang derselben, weit vor der Choane, dicht hinter der Ausmündung des Jacobson'schen Organs. Dieselbe hat also mit der Nasenhöhle direct gar nichts zu thun, sondern führt in eine Furche am Dache der Rachenhöhle." Die Entfernung der Thränengangmündung vom vorderen Ende der Choane ist bei meinen Thieren nun sehr verschieden.

Bei einem Exemplar von Trogonophis fand ich die Thränengangmündung so hart vor dem vorderen Ende der Choane, dass ein Schnitt durch dieses auch noch jenen von aussen her kommenden Canal anschneidet [1]) (Fig. 7). Bei mehreren andern Stücken derselben Species dagegen mündet der Thränengang erst eine Strecke weit vor dem vorderen Ende der Choane in die Gaumenrinne, und davor endet bei allen der Jacobson'sche Gang.

Noch weiter vorn ist die Thränengangmündung bei Amphisbaena Darwinii und Strauchi. Hier sieht man auf Querschnitten vor der Choane die Gaumenrinne seichter werden und dann verschwinden; aber über ihrem Grund und dann in ihrer Fortsetzung zieht am Dach der Mundhöhle der Thränengang. Er lag, aus dem Maxillarkanal herausgekommen, erst am Boden der Nasenhöhle auf dem Processus palatinus des Oberkiefers, trat dann zwischen ihm und dem gleichnamigen Fortsatz des Vomer durch und hat damit die Gaumengegend erreicht (Fig. 6).

In der Höhe des hinteren Endes des Jacobson'schen Organes durchbricht er dann die Mundschleimhaut, und es bildet sich von hier an wieder eine Art Rinne, in die unmittelbar vor

1) Dies Verhalten bestand beiderseits, ist also nicht Täuschung etwa durch schräge Schnittführung.

ihm der Jacobson'sche Gang einmündet; diese Stelle der Rinne wurde vorhin schon genannt.

Wenn man nun in Betracht zieht, dass „der Thränencanal ursprünglich weit nach vorn reichte", wie Born aus seinen ontogenetischen Beobachtungen schliessen konnte, so zeigen die geschilderten Verhältnisse eine förmliche Entwicklungsreihe, deren Abschluss einzelne Trogonophis-Individuen [1]) bilden.

Auch der Jacobson'sche Gang selbst ist nicht ganz gleich bei den einzelnen Species. Trogonophis hat folgende Eigenthümlichkeiten: Die Gaumenrinne wird, sobald sie unter das Jacobson'sche Organ kommt, plötzlich viel tiefer, dabei ziemlich eng und knickt sich in der Mitte ihrer Tiefe rechtwinklig nach innen um. Die Höhle in jenem Organ greift von aussen her ziemlich tief unter den quer gestellten „pilzförmigen Wulst" hinunter, so dass dieser seinen Stiel etwas auf der Innenwand aufsitzen hat (Fig. 4). Von der Aussenseite dieser Höhlung geht ein sehr enger, ganz kurzer Gang in die Rinne, in das vordere Ende des geknickt verlaufenden Abschnittes. Von hier an nach vorn wird die Rinne sehr rasch niedrig und läuft allmählich aus.

Ganz ähnlich verhält sich das Jacobson'sche Organ bei Amph. Darwinii, während bei Strauchi sein Ausmündungsgang nahe am hinteren Wulstende von dessen medialer Seite entsteht, damit dem bei Lacerten gewohnten Vorkommen näher gerückt.

Dass die Gangmündung nicht zugleich das vordere Ende der Rinne ist, stimmt ganz gut zu der Lage des ganzen Organes unter der Haupthöhle der Nase, während man es sonst meist im Gebiet des Ueberganges von Haupt- in Vorhöhle oder nur unter dieser findet.

Zum Schluss ist noch die Schleimhaut zu betrachten, welche diese Räume auskleidet. Das die Vorhöhlenwand überziehende, oben geschilderte Pflasterepithel geht mit deren Grenze plötzlich in hohes Cylinderepithel über. Im inneren Winkel der Höhle ist die Schleimhaut in grosse Falten gelegt (Fig. 5).

Das Epithel wechselt in bestimmter Weise zwischen speci-

---

1) Solche Variationen bei Individuen einer Art kommen scheinbar hin und wieder vor, so findet Born die Choanenbildung bei Chamaeleon dilepis bei verschiedenen Exemplaren stark variirend.

fischem und indifferentem Zellbelag wie auch bei den Eidechsen im Allgemeinen nach Born's Schilderung. Danach findet sich das typische, hohe, geschichtete Riechepithel „längs des ganzen Septum bis nahe an den unteren Rand; reicht vom oberen Rande desselben über die Decke hinweg, die senkrechte Seite des Muschelwulstes hinab und greift noch um den convexen Rand desselben mehr oder weniger auf die untere Seite herum". Die übrige Strecke, der äussere untere Winkel der Höhle weist einschichtiges, hohes Epithel auf, die von Leydig beschriebenen Flimmer- und Becherzellen.

Die Gaumenrinne hat ebenfalls Cylinderepithel, indess der Pflasterzellenbelag der Rachenschleimhaut an ihrem Anfang aufhört (Fig. 7 u. 8); ebenso bietet die Zellauskleidung des Jacobson'schen Organs nichts Erwähnenswerthes (Fig. 4).

Auch die Drüsen der Nase und in ihrer nächsten Nachbarschaft besitzen keine besonders auffallenden Merkmale.

Die seitliche Nasendrüse füllt die innen als Muschel hervorragende Einbuchtung der seitlichen Nasenwand aus. Es ist eine sehr grosse, einheitliche Drüsenmasse mit gemeinsamem Ausführungsgang, welcher an der Grenze von Vorhöhle und eigentlicher Nasenhöhle in jene mündet (vergl. pag. 448). Ueber den Verlauf des die Drüse versorgenden N. lateralis narium habe ich die nöthigen Angaben bereits gemacht, will aber hinzufügen, dass auch die zweite Nervenversorgung vom N. infraorbitalis her, die Gaupp (7) für die Saurier annehmen möchte, vollkommen richtig ist; ich sah kleine Aestchen innerhalb des Oberkieferkanals vom Alveolaris superior abgehen, die innere Platte des Oberkiefers durchbohren und in der Drüse verschwinden.

Ohne Beziehung zur Nasenhöhle, nur in ihrer unmittelbaren Nähe gelegen, sind die sehr entwickelten „Mundhöhlendrüsen" (Fig. 1—8). Schon Reichel (19) hat in seiner Arbeit über die Mundhöhlendrüsen auch eine Amphisbaena untersucht; ich kann seine Angaben bestätigen, wonach die Gaumendrüsen fehlen, dagegen die Lippendrüsen mächtig entwickelt und die einzelnen recht selbständig sind, indem „jede für sich mit einem dicken, langen, an der Innenseite der Drüse nach vorn und unten ziehenden, mit einem die Mitte zwischen niedrigen Cylinder- und Plattenzellen haltenden Epithel besetzten Ausführungsgang mündet. Ein

mässig starkes bindegewebiges Gerüst trennt die einzelnen Drüschen. Es erinnert dies Verhalten entfernt an das der Ophidier, bei denen ebenfalls einzelne Drüsenabschnitte mit einem besonderen langen Ausführungsgange münden". Der Ausführungsgang der vordersten zieht nach vorn unter der Nasenöffnung vorbei (Fig. 1) und mündet vorn neben dem Vorderzahn. Er nimmt hier den Ausführungsgang der Schnauzendrüse in sich auf. Ich finde nämlich eine noch stärkere Annäherung an die bei Schlangen bestehenden Verhältnisse im Bau des allervordersten Drüsenabschnittes bei Trogonophis. Hier besteht geradezu eine Art „Schnauzendrüse", ähnlich der, die Leydig (14) bei den Ophidiern beschreibt. Abweichend von diesen ist aber bei Trogonophis die paarige Anordnung des Gebildes deutlicher ausgeprägt, während dort nur ein bindegewebiges Septum und ein doppelter Ausführungsgang diese bilaterale Ausbildung andeutet (Reichel). Bei unserer Doppelschleiche dagegen finden wir folgendes: Die Oberlippendrüse geht nur bis zur äusseren Nasenöffnung, in deren Bereich keine Drüse anzutreffen ist; vor ihr aber, unmittelbar unter der die Nasenvorhöhle vorn abschliessenden Knorpelplatte beginnend, liegt wieder eine kleine Drüse. Sie hat einen nach innen und kaum etwas rückwärts ziehenden Ausführungsgang, der aussen neben dem vorderen Zahn mündet. Die Drüse ist rundlich und reicht nicht bis zur Schnauzenmitte, so dass die rechte und linke ein beträchtliches Stück auseinander bleiben. Aehnlich verhalten sich die Drüsen bei Chamaeleon (Reichel), während die übrigen Saurier drüsenärmer sind. Den anderen Amphisbaeniden fehlt die Schnauzendrüse ebenfalls. Die Drüsen des Unterkiefers, Unterlippen, Zungen- und Unterzungendrüsen zeigen nichts Auffallendes.

Durch seine Beziehung zum Nasenrachenraum gehört auch der Thränengang und mit ihm, wie gleich gezeigt werden soll, die Harder'sche Drüse noch in den Bereich meiner Untersuchung, und anhangsweise möchte ich hier einige Worte über das Auge beifügen.

Bekanntlich ist das Sehorgan der Amphisbaeniden rudimentär, liegt in die Tiefe versenkt. Damit wurden auch die äusseren Hilfsorgane hinfällig. und schon Stannius (23), C. K. Hoffmann (11) und Andere machen die Angabe, dass sich wie bei

einigen andern Sauriern „die äussere Haut ungeschlitzt über den nicht gewölbten Bulbus fortsetzt"; vor diesem soll „eine wie bei den Ophidia gebildete durchsichtige Capsel" liegen. Eine solche Brille fand ich allerdings auch, aber diese Schicht ist wohl nirgend „durchsichtig", weist vielmehr nur sehr wenig Veränderungen auf gegenüber dem Bau der übrigen Haut.

Bei Trogonophis ist die obere Epidermislage auf die Hälfte verdünnt, und die Haut entbehrt der sonst in diesen Lagen ausgebildeten Pigmentanhäufung; aufgehellt aber, nach Art einer Cornea, ist sie nicht. Bei Amphisbaena Strauchi, und noch viel mehr bei Darwinii, wo der Bulbus relativ noch kleiner ist und noch tiefer innen ruht, ist eine Verdünnung der Haut nicht zu bemerken, und auch das Pigment nur wenig oder gar nicht vermindert. Der ganze Bau gleicht dem, wie ihn Kohl (12) für die Blindschlangen (Typhlops) schildert. Die den „Conjunctivalsack" auskleidende Schleimhaut besteht „aus einer einfachen Lage sehr flacher Zellen mit eben solchen Kernen".

Der ganze Augapfel nun wird eingehüllt von der mächtig entwickelten Harder'schen Drüse; sie „füllt den ganzen Raum zwischen dem Bulbus und der Schädelwand, der Gehirnkapsel, aus, von beiden nur durch eine dünne Bindegewebslage getrennt". Ein Lappen der Drüse schiebt sich unter die Schädelkapsel und reicht bis auf das Palatinum, auf das Dach des Mund- bezw. Rachenraumes.

Die Drüsenschläuche sammeln sich in einem kurzen Ausführungscanal, und dieser mündet in das orbitale Ende des Thränenganges. Mit dem Conjunctivalsack hat die Drüse keine directe Communication mehr. Vom Thränencanal aus könnte das Secret allerdings mittelst des nur in der Einzahl vorhandenen Thränenröhrchens dorthin gelangen, bei Typhlops ist auch diese Verbindung geschwunden.

Die Amphisbaeniden haben also im Bau ihrer oberen Thränenwege eine völlige Parallelentwicklung mit den Schlangen erreicht, die „Brille", nur noch ein einziges Thränenröhrchen, die Mündung der Nickhautdrüse „in das Augenende des Thränennasenganges" dicht an der Conjunctivalschleimhaut (Born); alles sind Charactere, wie wir sie bei den Schlangen vorfinden. Ebenso gehört hierher die (bei rudimentären Augen doppelt) auffallende Grösse der

Augendrüse, die nun wohl als Speicheldrüse functionirt (wie schon Cloquet vermuthete); Anklänge an dies Verhalten finden sich auch bei anderen Sauriern (Brillenbildung), aber lange nicht bis zu dem Grad; so sehen wir z. B. bei den ebenfalls einen völlig geschlossenen Conjunctivalsack besitzenden Ascaloboten wie bei den Eidechsen mit typischen Augen die beiden Thränenröhrchen wohl ausgebildet.

Der Aufbau der Nasenhöhle, ihrer Wandungen und der zu ihr in Beziehung stehenden Organe besitzt bei den Amphisbaeniden, wie aus obiger Beschreibung und der darin eingeflochtenen Vergleichung mit den andern Saurierfamilien hervorgeht, doch eine ganze Reihe grösserer oder geringerer Abweichungen und Besonderheiten gegenüber der Gestaltung dieser Theile bei ihren Verwandten. Lassen sich nun diese einzelnen Differenzen erklären, sei es dass wir sie auf alte, gerade hier noch erhaltene Stammescharaktere zurückführen oder aber dass wir sie als neugewonnene, als im Interesse der besonderen Lebensweise durch Anpassung erworbene Eigenschaften erkennen? Ich will zu diesem Zweck die einzelnen Thatsachen noch einmal kurz betrachten.

Der ganze Grundbauplan der Amphisbaenidennase ist der für die Saurier typische; principielle Unterschiede oder Neuerwerbungen wichtiger Art lassen sich nicht auffinden. Wie eine Durchsicht der Befunde bei den verschiedenen Arten der Saurier zeigt, variirt das Detail überhaupt, wenn auch nicht auffallend, so doch in vielen Punkten, bald da, bald dort. So möchte ich die grosse Lücke an Dach und Vorderseite der knorpeligen Nasenkapsel unserer Amphisbaeniden, das Fehlen der dorsalen Septumhälfte, die mangelhafte Ausbildung einer kapselartigen Knorpelhülle für die Vorhöhle als derartige Variationen ansehen. Höchstens könnte man daran denken, dass im Interesse der für das Wühlen und Bohren nöthigen Festigkeit des Schädels Knochen geeigneter war als Knorpel und es so zu einer stärkeren Ausbildung des Praemaxillare, zu einem gegenseitigen Aneinanderlagern der Nasalia und der Septomaxillaria und zum Anschluss derselben an jenen Knochen kam. Auch für die Rückwärtsverlagerung

des Jacobson'schen Organes, für die schwache Entwicklung seiner Knorpelschüssel habe ich keine Erklärung finden können. Letzteres deutet wohl auf alte Verhältnisse hin, denn auch ontogenetisch bildet sich die Hinterwand erst ganz spät, „noch bei Embryonen, die am Ende des Eilebens" stehen, ist nach Born „die hintere Wand des Jacobson'schen Organs sehr niedrig". Ebensowenig konnte ich begründen, warum der Processus maxillaris anterior fehlt, wozu umgekehrt neben der Cartilago paraseptalis, ihr parallel, der kleine Processus praeplanaris nach vorn zieht, der sonst nicht beobachtet wurde.

Als Neuerwerbung dagegen vom allgemeinen Sauriertypus aus, angepasst an eine bestimmte Function, ist wohl die starke Ausbildung und caudalwärts gerichtete Verlängerung des Processus paramaxillaris aufzufassen, wofür Born als Erklärung (für die Ascaloboten, die ihn allein ebenso ausgebildet haben) die wohl richtige Ansicht äussert, es habe „die Einlagerung des Knorpels in die Falte (sc. der Gaumenrinne) den Zweck, derselben eine federnde Elasticität zu geben, mittelst welcher sich die Spalte vor dem Drucke einer in den Rachen genommenen Beute schliesst und später von selbst wieder aufklafft". Dass die Doppelschleichen harte und wohl auch voluminöse Bissen aufnehmen, scheint mir durch das Vorhandensein einer ausserordentlich stark entwickelten Kaumuskulatur bestätigt zu werden, welche bei einzelnen Species auf dem Schädel (Parietalia) einen förmlichen Knochenkamm erzeugt — so ist wohl jene Erklärung zutreffend. Hierher kann ich vielleicht die Thatsache bringen, dass ich am Gaumen unterhalb der Praemaxillarplatte ein kleines Knorpelchen fand, offenbar zur Verstärkung dieses Mundhöhlendaches.

Allen diesen Eigenschaften gegenüber treten aber mehr und wichtigere Charaktere, die auf Ursprünglichkeit, auf die Bewahrung alter Merkmale hinweisen.

Mit einer ganzen Reihe anderer Saurier bewahren die Amphisbaeniden noch die ursprüngliche gerade „Hintereinanderlagerung" von Vor- und Haupthöhle, mit Sceloporus allein theilen sie den äusserst einfachen Bau der Muschel. Wie Born nachwies, ist ontogenetisch die einfache Wulstbildung

— principiell schon „Muschel“ — das Erste; bei vielen Arten entwickelt sich aus diesem dann ein Kamm, eine rinnenförmige Platte, eine Röhre. Unsere Thiere blieben bei der Wulstbildung stehen, d. h. auf der Stufe, die, auch phylogenetisch die erste, den Anschluss an die Amphibien darstellt. Dort ist bekanntlich schon ein „flacher Wulst an der Seitenwand“, an seiner oberen Seite mit Riechepithel begleitet, nachweisbar; ja einzelne Urodelen haben es sogar schon weiter gebracht als die hierin am niedrigsten stehen gebliebenen Saurier; bei Plethodon glutinosus und einigen Spelerpes-Arten beobachtete Wiedersheim (28) „das Auftreten einer gut ausgebildeten Nasenmuschel“, deren Innenseite nach Fig. 81 des cit. Werkes in eine solide Knorpelplatte ausgeht.

Diese geringe Ausbildung der Muschel, die nicht nur nicht vergrösserte, sondern den andern Sauriern gegenüber geringe Entfaltung und Verbreiterung der riechenden Fläche muss bei einem blinden, unter der Erde kriechenden Thiere doppelt auffallen. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich die ausserordentlich reiche Versorgung der ganzen Schnauzengegend mit sensiblen Nervenstämmchen damit in Zusammenhang bringe. (Uebrigens machen die Thiere auch von der Zunge als Tast- oder Witterungsorgan beim Kriechen ausgiebigsten und fortwährenden Gebrauch.)

Ein anderes zu den ursprünglichen und alten zu rechnendes Merkmal ist die Lage der Thränengangmündung vor der Choane im Bereich der Gaumenrinne selbst.

Schon oben wurde die weit nach vorn erfolgende Mündung als die ursprüngliche bezeichnet (Born). Bei einer grossen Reihe Saurier nun erfolgt sie beim erwachsenen Tier schon völlig innerhalb der (äusseren) Choane, bei einigen andern dagegen noch sehr weit vorn; unsere Amphisbaeniden stehen in der Mitte, sie sind, wenn ich so sagen darf, gerade dabei, die Mündung des Ganges in den Bezirk der Choane aufzunehmen, wie der wechselnde Befund sogar bei Individuen derselben Species zu verrathen scheint. Umgekehrt kam es darin schon zur höheren Entwicklung, dass einzelne Strecken der Rinne sich schlossen! Welche Factoren die Fortentwicklung gerade der einen Punkte aufhielten, der anderen förderten, vermögen wir nicht zu deuten. Günstiger bietet sich darin die letzte Eigenheit des Ethmoidalskeletes, die

ich zu erwähnen habe, die Lage des Foramen olfactorium. Im gegenseitigen Lagerungsverhältniss von Nasen- und Gehirnkapsel sehen wir die Saurier gegenüber den Amphibien um einen guten Schritt vorwärtsgerückt. Born kommt zu dem Schlusse: „Als neu erworbene und später — bei den Säugethieren — viel weiter gediehene Erscheinung betrachte ich die Thatsache, dass bei den Sauriern die Nasenhöhlen das vordere Ende des Gehirns nicht mehr, wie bei den Amphibien, gerade hinter oder zwischen sich haben, sondern mehr oder weniger unter dasselbe hinweggeschoben sind.“ Diese bedeutsame Weiterentwicklung haben die Amphisbaeniden nicht mitgemacht; bei ihnen liegt wie bei den Amphibien die Riechhöhle gerade vor dem Gehirn; wie schon oben gezeigt wurde, steht die Ebene des Foramen olfactorium beinahe senkrecht, so dass sich diese Oeffnung in der Hinter- und nicht in der Oberwand befindet. Für dieses Stehenbleiben nun auf dem Ursaurierzustand glaube ich eine Erklärung geben zu können. Zwar ist der eine Factor, der den Fortschritt der Saurier gegenüber den Amphibien bedingen soll, „die steigende Entwicklung gerade der vorderen Theile des Centralnervensystems“ auch hier vorhanden, sogar stark ausgebildet, aber ein zweiter wichtiger Punkt, der diese Uebereinanderlagerung verursachen oder doch begünstigen half, fehlt dafür hier völlig; „die frühzeitige colossale Ausbildung der Augen . . . . , die zu dem charakteristischen Interorbitalseptum führt“ (Born). Eine solche Ausbildung der Augen unterblieb, ja die Amphisbaenen mussten als unterirdisch lebende Thiere diese verlieren; die Augen wurden rutimentäre, keinerlei besonders ausgebildeten Raum in Anspruch nehmende Gebilde. Die Ausgestaltung grosser Augenhöhlen [1]), die Bildung eines dünnen Septums zwischen ihnen und damit die Dorsallagerung des Riechhirns konnten unterbleiben. Aber noch mehr, sie mussten absolut unterbleiben, sie mussten, so sie in Anfängen bereits da waren, zurückgebildet werden [2]). Der bohrende Amphisbaeniden-

1) Man darf damit vielleicht die Kleinheit und abnorme Gestalt des Processus posterior in Verbindung bringen, der sonst bis in die Orbita reicht!

2) Interessant ist wieder der verschiedene Grad der Rückbil-

schädel braucht vor allen Stücken Festigkeit. Diese Forderung, die zum Schwund aller Spangen führte, zur knöchernen Ausfüllung verschiedener Lücken und Oeffnungen des typischen Saurierschädels [vergl. dieselben Vorgänge am Gympophionenschädel, Peter (18)], sie machte sich auch hier geltend. Die Nasenkapsel ist der vorderste Theil des als konische Spitze bohrenden Kopfes, auf sie wird der Haupt-Axendruck ausgeübt, könnte sie da median nur durch ein knorpeliges, noch dazu Lücken aufweisendes Septum mit dem starken hinteren Theil des Schädels verbunden sein? Die seitlichen und unteren Spangen und die dorsale Deckknochenverbindung genügte doch sicher nicht. Für die benöthigte Stärke ist dem Nasenskelet ein fester Rückhalt, eine ausgedehnte continuirliche Verbindung nach hinten in gerader Richtung mit festen Knochenparthien absolut nöthig. So musste die Gehirnkapsel, bis weit nach vorn reichend, basal gelagert bleiben (oder werden?) und in gerader Linie folgen sich Ethmoidal- und Cerebralabschnitt, eine zusammenhängende, feste, allseitig von Knochen gebildete Hülle für die zarten Organe im Innern, ein massiver Panzer, der den Druck der Erde bei den verborgenen Gängen des Thieres wohl auszuhalten vermag. Eine parallele Erscheinung, wohl aus ähnlichen Gründen, zeigt die Schädelbildung der Schlangen. Die Biologie gab auch hier, wie für so viele wunderbare Gebilde, die dem Forscher in der Organisation der Lebewesen entgegentreten, genügende Erklärung, sie gewährte durch den Einblick in das Warum dem Untersucher Befriedigung und Fortschritt, wenn auch stets noch zahlreiche Räthsel zu deuten und Fragen zu lösen bleiben.

Literatur-Verzeichniss.

1. Baumüller, B., Ueber die letzten Veränderungen des Meckelschen Knorpels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 32. 1879.

dung von der niederen noch mit einer Lücke versehenen Spange zum drehrunden Stab!

2. v. Bedriaga, J., Amphisbaena cinerea Vand. und A. Strauchi v. Bedr. Erster Beitrag zur Kenntniss der Doppelschleichen. Arch. f. Naturg. 50. Jahrg., I. 1884.
3. Born, G., Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb. II. 1876.
4. Derselbe, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere I. Morphol. Jahrb. V. 1879.
5. Derselbe, Ebenso III. Morphol. Jahrb. VIII. 1882.
6. Cope, E. D., The Osteology of the Lacertilia. Proc. Amer. Phil. soc. 1892. Vol. XXX.
7. Gaupp, E., Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. XIV. 1888.
8. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Eidechsenschädels (Vorläufige Mittheilung). Ber. d. naturf. Gesellsch. Freiburg. i. B. X. 3. 1897.
9. Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. I. Leipzig 1898.
10. Gervais, M. P., Recherches sur l'ostéologie de plusieurs espèces d'Amphisbènes etc. Annal. d. Scienc. nat. 3. Ser. Zool. T. 20. Paris 1853.
11. Hoffmann, C. K., Reptilien. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs VI. 3. Leipzig u. Heidelberg 1884.
12. Kohl, C., Rudimentäre Wirbelthieraugen. I. Bibl. zool. (Leuckart und Chun) 13. 1892.
13. Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
14. Derselbe, Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. IX. 3. 1873.
15. v. Mihalkovics, V., Nasenhöhle und Jacobson'sches Organ. Anat. Hefte I. Abth. XI. 1899.
16. Müller, J., Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. Zeitschr. f. Phys. IV. 1831.
17. Parker, W. K., On the structure and development of the skull of the common fowl. Phil. Trans. Roy. Soc. London 1869.
18. Peter, K., Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von Ichthyophis glutinosus. Morph. Jahrb. XXV. 1898.
19. Reichel, P., Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. VIII. 1882.
20. Siebenrock, F., Das Skelet der Lacerta Simonyi Steind. und der Lacertidenfamilie überhaupt. Sitzungsber. d. K. Akad. der Wiss. in Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 103. I. 1894.
21. Smalian, C., Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 42. 1884.

22. Solger, B., Beiträge zur Kenntniss der Nasenwandung, und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien. Morph. Jahrb. I. 1875.
23. Stannius, H., Handbuch der Zootomie von v. Siebold und Stannius II. Berlin 1856.
24. Stieda, L., Studien über die Entwicklung der Knochen und des Knochengewebes. Arch. f. mikr. Anat. XI. 1875.
25. Strauch, A., Bemerkungen über die Eidechsenfamilie der Amphisbaeniden. Bull. de l'Acad. imp. d. scienc. d. St. Pétersbourg T. 28. 1883.
26. Versluys, J. jr., Die mittlere und äussere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool. Jahrb. Abth. Morph. XII. 1898.
27. Weber, M., Ueber die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Arch. f. Naturg. 43. I. 1877.
28. Wiedersheim, R., Das Kopfskelet der Urodelen. Morpholog. Jahrb. III. 1877.
29. Derselbe, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (4. Aufl.). Jena 1898.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII, XXIII u. XXIV.

Tafel XXII und XXIII.

Querschnitte durch die Köpfe von Trogonophis Wiegmanni (Fig. 1—5, 7 und 8) und Amphisbaena Strauchi (Fig. 6) bei 25facher Vergrösserung (His, Embryograph).

Fig. 1. durch die äussere Nasenöffnung,
Fig. 2. durch die Vorhöhle, nahe ihrem hinteren Ende,
Fig. 3. durch den vorderen Theil der Haupthöhle und die Vorderwand des Jacobson'schen Organs,
Fig. 4. etwas hinter der Mitte dos Jacobson'schen Organs,
Fig. 5. durch dessen hintere Wand. Der Schnitt, die Thränengangmündung treffend, liegt unmittelbar vor der Choane.
Fig. 6. Genau entsprechender Schnitt bei Amphisbaena Strauchi, wo aber der Thränengang noch nicht mündet.
Fig. 7. Ebensolcher Schnitt bei einer andern Trog. Wigmanni; die Thränengangmündung getroffen; die Choane beginnt hier auch schon.
Fig. 8. Schnitt dureh die Choane (* = blinde Rinne am Gaumendach).

Tafel XXIV.

In $^2/_3$ der nat. Grösse wiedergegebenes Modell des Nasenknorpels von Trogonophis Weigmanni, angefertigt im Verhältniss 1 : 66,6.

Fig. 9. Gesammtansicht von links, vorn und oben. (B = die den Boden bildende Spange vom Jacobson'schen Organ her; * = kurzer

Knorpelfortsatz zwischen die Masse der Nasendrüse; + = freier unterer Rand der Seitenwand; *Sp* = Verbindungsspange zwischen Vorhöhlendach und Septum, *For. N. lat. nar.* = Foramen nervi lateralis narium).

Fig. 10. Ansicht des hinteren Abschnittes von links und hinten.

Für alle Figuren geltende Bezeichnungen:

Nn.	= Nervenstämmchen	*Hhl.*	= Haupthöhle
Oberlp. Dr.	= Oberlippendrüse	*Thrg.*	= Thränengang
Nas. Dr.	= Nasendrüse	*Cavern. K.*	= cavernöser Körper
Kn.	= Knorpel	*Sp.*	= Spange vom Vorhöhlendach zum Septum.
Vorh.	= Vorhöhle		

Ueber „vitale“ Granulafärbung in den Knorpelzellen, Muskelfasern und Ganglienzellen.

Von

Prof. Dr. **Julius Arnold** in Heidelberg.

Hierzu Tafel XXV.

Wir sind berechtigt, auf die Fortschritte, welche die mikroskopische Technik in den letzten Jahrzehnten gemacht hat und die Ergebnisse, welche mittelst der modernen Hilfsmittel erzielt wurden, mit Befriedigung hinzuweisen. Andererseits wäre es ein Fehler, sich der Einsicht zu verschliessen, dass bei der Verwerthung der Resultate grosse Vorsicht geboten ist. — Wie die Lehre von der Basophilie, Acidophilie, Amphophilie etc. beweist, war man vielfach geneigt, aus dem tinctoriellen Verhalten der Zellbestandtheile ohne Weiteres auf ihre chemischen Eigenschaften zu schliessen, ohne den physicalischen Factoren, welche dabei möglicher Weise eine Rolle spielen, genügend Rechnung zu tragen. — Die Bilder, welche man bei der Anwendung der verschiedenen Conservirungsmittel erhielt, wurden auf präexistente Structuren bezogen, ohne zu bedenken, dass die Mehrzahl der ersteren eine Fällung bewirkt und somit erst erwiesen werden muss, was Natur, was Kunst ist. — Derartige Erwägungen waren für mich die Veranlassung, wiederholt in der Verwerthung der Färbeerscheinungen und der Anwendung der Bezeichnungen — basophil, acidophil etc. — zur Vorsicht zu mahnen, sowie zu verlangen, dass man sich bei der Bearbeitung histologischer Fragen nicht mit der Anwendung einer Methode begnüge und insbesondere der Beobachtung lebender und überlebender, überhaupt nicht fixirter Objecte wieder mehr sich zuwende, selbstverständlich ohne der grossen Vortheile sich zu begeben, welche die Untersuchung fixirter Präparate bietet.

Vielleicht ist man heute mehr geneigt, die Berechtigung dieser Forderungen[1]) zuzugeben. Der von A. Fischer geführte

1) Derartige Ueberlegungen und die daraus sich ergebenden Forderungen, wie selbstverständlich sie namentlich später Manchem

Nachweis, dass Fällungen von Eiweisssubstanzen betreffs ihrer Form und ihres tinctoriellen Verhaltens mit vermeintlichen und wirklichen Structurbestandtheilen der Zelle eine weitgehende Uebereinstimmung darbieten können, verdient auch dann eine eingehende Berücksichtigung, wenn man die Präexistenz von Fäden, Körnern etc. im Zellcytoplasma anerkennt. Die Entscheidung, ob präexistent oder nicht, wird in vielen Fällen nur von der Wahrnehmung des lebenden Objekts zu erhoffen sein.

Um diesen Ansprüchen zu genügen, habe ich verschiedene Wege eingeschlagen. — Ich versuchte an frischen, d. h. nicht conservirten Geweben eine Isolirung der Structurbestandtheile der Zellen durch Jodkali- und Osmiumsäurelösungen. Es gelang mittelst dieser Methode den Nachweis zu führen, dass die eosinophilen und die sog. pseudoeosinophilen Granula, welche zweifellos präexistente Gebilde darstellen, in Fäden eingebettet oder durch Zwischenglieder aneinandergereiht und an dem Aufbau der Zelle in hervorragender Weise betheiligt sind, somit als wichtige Structurbestandtheile der Zellen aufgefasst werden müssen. Dasselbe gilt von den Mikrosomen des Cytoplasmas — den Plasmosomen — anderer Zellen, welche nach denselben Methoden untersucht wurden[1]).

Um über die Präexistenz und Bedeutung der Plasmasomen sichere Anhaltspunkte zu gewinnen, liess ich auf lebende und überlebende Leukocyten[2]) Farbstoffe (Neutralroth und Methylenblau) einwirken und beobachtete die dabei sich abspielenden Vorgänge unmittelbar unter dem Mikroskop. Auf diese Weise liess sich feststellen, dass und wie einzelne und zwar präexistente Bestand-

---

erscheinen mögen, haben Flemming zu kritischen Gängen verleitet, in denen er selbst vor persönlichen Verdächtigungen nicht zurückschreckt. Bedarf die „Mitomlehre" solcher Mittel zu ihrer Vertheidigung?

1) J. Arnold, Ueber Structur und Architectur der Zellen (Leukocyten, Bindegewebszellen, Knorpelzellen, Epithelien, Drüsenzellen, Ganglienzellen und Muskelfasern). Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 52. 1898 und über die feinere Structur der hämoglobinlosen und hämoglobinhaltigen Knochenmarkzellen. Virchow's Arch. Bd. 144. 1896.

2) J. Arnold, Granulafärbung lebender und überlebender Leukocyten. Virchow's Archiv Bd. 157. 1899 und weitere Beobachtungen über „vitale" Granulafärbung. Anatom. Anzeig. Bd. 16 und Virchow's Archiv Bd. 159. 1900.

theile der Zellen sich färben und dass viele der sog. Granula aus einer Umwandlung von Plasmasomen hervorgehen.

Bei der Einwirkung von Farbstoffen auf die lebende Froschzunge kamen in den Epithelien zahlreiche gefärbte Körner zum Vorschein, welche zum Theil in Fäden eingebettet oder zu Ketten aneinandergereiht und gleichfalls als Structurbestandtheile der Zelle aufzufassen waren. Aehnliche Befunde ergaben sich an anderen Epithelien, an Drüsenzellen, Bindegewebszellen und Mastzellen etc.

Ich betrachte die Frage als eine offene, ob die Färbung der Körner im strengsten Sinne des Wortes eine „vitale“ Erscheinung ist und in wie weit die gefärbten Körner als bereits veränderte angesehen werden müssen. Den Schwerpunkt dieser Versuche erblicke ich vielmehr darin, dass auf diesem Wege die Präexistenz der Körner und ihre morphologische Bedeutung erwiesen werden kann. Da die Körner schon vor der Einwirkung der Farbstoffe sichtbar und die einzelnen Phasen der Färbung und weiteren Umwandlung an ihnen unmittelbar zu verfolgen sind, darf der Einwurf, dass sie Producte einer Fällung oder einer Macerationsquellung durch Reagentien seien, als nicht berechtigt zurückgewiesen werden.

Bei Gelegenheit dieser Versuche habe ich die Wahrnehmung gemacht, dass auch an Knorpelzellen, Muskelfasern und Ganglienzellen unter ähnlichen Bedingungen Granulafärbungen zum Vorschein kommen. Ueber diese Befunde soll in den nachfolgenden Zeilen kurz berichtet werden.

Knorpelzellen.

Zunächst sei bemerkt, dass schon O. Schultze[1]), Mitrophanow[2]) und Meyer[3]) bei ihren Versuchen mit Methylenblau und Neutralroth blaue bezw. rothe Körner im Knorpel beobachtet haben. Die genannten Autoren hatten die Thiere theils mit

1) O. Schultze, Die vitale Methylenblaureaction der Zellgranula. Anat. Anzeig. Bd. II. 1887.

2) Mitrophanow, Ueber Zellgranulationen. Biolog. Centralbl. Bd. IV. 1889.

3) Meyer, Ueber die Wirkung der Farbstoffe Violett B und Neutralroth. Sitzungsber. des deutschen naturwiss. Vereins f. Böhmen „Lotas“. 1896. No. 2.

diesen Farbstoffen gefüttert, theils Lösungen derselben in die Lymphsäcke injicirt.

Bei meinen Versuchen verfuhr ich so, dass ich Fröschen Farbstoffkörnchen (Methylenblau oder Neutralroth) unter die Brusthaut einführte und nach 24—48 Stunden das knorpelige Episternum oder Hyposternum abtrug und in 0,75 Kochsalzlösung oder ohne Zusatz untersuchte.

An solchen Objekten war das umhüllende Bindegewebe von zahlreichen gefärbten Körnern durchsetzt, welche in den Bindegewebszellen entsprechenden Figuren angeordnet erschienen. Ferner fanden sich zahlreiche gefärbte Körner innerhalb der Kapseln, welche theils pericellulär theils intracellulär lagen, dazwischen einzelne gefärbte und ungefärbte Fäden und zahlreiches nicht tingirtes Körneröl. Ob auch die Kerne gefärbte Körner enthielten, kann ich nicht entscheiden, weil eine Isolirung der Kerne mir nicht gelang. Ich will noch hinzufügen, dass die Zahl und Grösse der gefärbten Körner eine sehr verschiedene war; dasselbe gilt übrigens von den ungefärbten Körnern (Tafel XXV Fig. 1 *a*—*d*).

Ganz ähnliche Resultate erhielt ich bei der Einführung von Farbstoffen, insbesondere Methylenblau in Substanz in den Rückenlymphsack; nur waren die gefärbten Granula viel spärlicher.

Legt man feine Schnittchen vom Femurkopf des eben getödteten Frosches in dünne Lösungen von Methylenblau (0,03 in physiologischer Kochsalzlösung) oder gesättigte Lösungen von Neutralroth (in 0,75 Kochsalz) so treten nach einigen Minuten gleichfalls gefärbte Körner, pericelluläre und intracelluläre, innerhalb der Knorpelkapseln auf, welche in ihrem ganzen Verhalten mit den oben geschilderten vollkommen übereinstimmen. Manche Kapseln sind gleichfalls diffus zonenweise oder ganz gefärbt; sehr viele derselben zeigen aber ausserdem eine feine Punktirung oder radiäre Strichelung, je nachdem man die Kapseln von der Fläche oder auf dem optischen bezw. wirklichen Durchschnitt zu sehen bekommt. Die Färbung der Punkte und Striche ist meistens eine intensivere als die der übrigen Kapselsubstanz (Tafel XXV Fig. 2 *a*—*c*).

Der Befund von gefärbten Granula an den Knorpelzellen überraschte mich nicht; ich erwartete einen solchen vielmehr mit Bestimmtheit. Vor mehr als 20 Jahren[1]) hatte ich bei der In-

1) J. Arnold, Ueber das Verhalten des Indigkarmins in den

fusion von Indigkarmin in das Blut lebender Thiere die Beobachtung gemacht, dass die Knorpelkapseln zahlreiche blaue Körner und Fäden enthalten, welche theils pericellulär, theils intracellulär gelegen sind. Ich betonte schon damals, dass es sich nicht um durch Reagentien erzeugte Farbstofffällungen im Sinne Gerlach's handeln könne, weil man am lebenden und überlebenden Objekt die gefärbten Körner treffe; vielmehr seien diese Bilder auf complicirtere Structurverhältnisse der Knorpelzellen zu beziehen. Die oben berichteten Thatsachen dürfen wohl als vollgültige Beweise für die Richtigkeit dieser Anschauung geltend gemacht werden. In dieser Ueberzeugung kann mich auch die Thatsache nicht wankend machen, dass die Beobachtungen an den Indigkarminpräparaten erst umgedeutet und dann ohne die übliche ehrenvolle Erwähnung bestattet wurden. Die moderne Granulalehre hat denselben keine Beachtung geschenkt.

Was die punktirte und radiäre Zeichnung der Knorpelkapseln anbelangt, so zeigt auch sie eine weitgehende Uebereinstimmung mit den Indigkarminbildern. Ich hatte sie damals als kleinste, wahrscheinlich von den Fortsätzen der Zellen durchsetzte Räume, welche gleichzeitig dem Stoffwechsel dienen, angesehen. Die Vorstellung, dass es sich um durch Injection erzeugte „Artefacte“ handle, ist aus verschiedenen Gründen nicht haltbar. Wie ich schon wiederholt, aber ohne Erfolg, hervorgehoben habe, wurde der Farbstoff nicht injicirt, sondern in das Blut des lebenden Thieres infundirt und zwar mittelst eines eigens zu diesem Zweck konstruirten Apparates, durch welchen eine langsame Infusion ohne wesentliche Drucksteigerung ermöglicht wurde. Ueberdies hat man bei diesen Einwürfen ganz übersehen, dass das Froschherz eine bemerkenswerthe Drucksteigerung nicht verträgt. Ich darf deshalb wohl annehmen, dass seitens der betreffenden Autoren derartige Versuche überhaupt nie angestellt wurden. Berücksichtigt man die Uebereinstimmung der Indigkarminbefunde mit der Anordnung der Zellfortsätze und dem peri- und intercellularen Fibrillensysteme, wie sie namentlich durch Hansen's Untersuchungen festgestellt sind, dann wird man einräumen müssen, dass diese Bilder präexistenten Formen

lebenden Geweben. Centralblatt f. d. med. Wissenschaft 1875 und die Abscheidung des indigschwefelsauren Natron im Knorpelgewebe. Virchow's Archiv Bd. 73. 1878; daselbst Literatur.

entsprechen und als pericelluläre peri- und interfibrilläre Safträume gedeutet werden dürfen[1]).

Muskelfasern.

Um Mastzellen an der lebenden Zunge darzustellen und zu färben, hatte ich[2]) bei curarisirten Fröschen ein Stückchen der papillentragenden Schleimhaut abgetragen und den Substanzverlust mit Farbstoffkörnchen bestäubt. Bei dieser Gelegenheit machte ich die Beobachtung, dass die sich noch contrahirenden Muskelfasern blaue Granula enthielten. Dasselbe Resultat erhielt ich bei der Einfuhr körnigen Methylenblaus in den Oberschenkellymphsack an den Muskeln dieser Region, sowie au sämmtlichen Muskeln, wenn ich den Rückenlymphsack mit Methylenblau beschickte und nach 24—48 Stunden die Untersuchung der Muskeln vornahm. Differenzen ergaben sich nur in Bezug auf die Zahl der gefärbten Körner im intermusculären Bindegewebe und in den Muskelfasern selbst. Bei Versuchen mit Neutralroth färbten sich die Muskelfasern entweder gar nicht oder mehr diffus.

War es zu einer Granulafärbung im intermusculären Bindegewebe gekommen, so fanden sich neben vereinzelten Körnern spindelförmige und verästigte aus solchen zusammengesetzte Figuren, dazwischen mehr oder weniger zahlreiche Mastzellen. Nicht selten enthielten die ersteren einzelne oder mehrere grössere Körner, oder sie waren mit solchen ganz erfüllt, so dass sie von den letzteren kaum zu unterscheiden waren.

Die in den Muskelfasern gelegenen Körner zeigten gleich-

1) Es scheint mir diese Gelegenheit nicht geeignet. die viel erörterte Frage der Knorpelsaftbahnen anzuschneiden. Ich muss mich vielmehr mit den obigen Andeutungen begnügen und nur noch hervorheben, dass ausser den Indigkarminbildern das Auftreten der radiären Streifung in den Knorpelkapseln namentlich bei der Verkalkung für die Existenz von Saftbahnen spricht. Zu berücksichtigen sind in dieser Hinsicht ferner die Indigkarminabscheidungen, wie sie im Knochen erfolgen. — Bezüglich der Literatur verweise ich auf Wolters (Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 37), daselbst ausführliche Literatur; Fusari (Archiv ital. d. biolog. Bd. 25), Hansen (Anatom. Anzeiger 1899) u. A. — Auf die interessanten Arbeiten Moerne's, Studnicka's, Schaffer's. Terrazas' u. A. an dieser Stelle einzugehen, ist leider nicht möglich. Die letztere war mir zu meinem Bedauern nicht zugängig.

2) l. c. Anat. Anzeig. Bd. XXI. 1899 und Virchow's Archiv Bd. 159. 1900.



falls mannigfachen Wechsel in Bezug auf Grösse, Zahl und Farbenintensität; viele Körner waren ungefärbt. Die meisten derselben lagen zwischen den Fibrillen in den sog. interstitiellen Räumen; manche boten mehr eine Anordnung in Querreihen dar (Tafel XXV Fig. 3 *a* — *c*).

In der doppeltbrechenden Substanz konnte ich gefärbte Körner nicht auffinden. Auf dem Querschnitt machte es den Eindruck, als ob diese ausschliesslich zwischen den Fibrillen und Fibrillensystemen gelegen wären (Fig. 3 *d*). Bemerken will ich noch, dass das Sarcoplasma an solchen Objekten überhaupt sehr reichlich vorhanden war und nicht nur die intercolumnaren Räume zwischen den Fibrillensystemen erfüllte, sondern auch stellenweise zwischen die einzelnen Fibrillen, wie es schien, vorgedrungen waren.

Schultze[1]), Arnstein[2]), Mitrophanow[3]) haben bei ihren Versuchen mit Methylenblau blaue Körnchen in den quergestreiften Muskeln beobachtet, desgleichen beschreibt Iwanzoff bei den Holothurienmuskeln neben diffuser Färbung das Vorkommen von blauen Granula; er betont, dass manche der Fasern sich noch contrahirten.

Ich[4]) selbst habe bei den oben erwähnten Indigkarminversuchen neben diffus gefärbten Kernen das Auftreten zahlreicher blauer Körner in den intercolumnaren Räumen wahrgenommen und diese Erscheinungen zu den Stoffwechselvorgängen in Beziehung gebracht. Das oben berichtete Auftreten blauer Granula an den Muskeln der lebenden Froschzunge darf wohl als Beweis dafür angesehen werden, dass diese Bilder nicht einer postmortalen Imbibition oder einer durch Reagentien bewirkten Abscheidung oder sonstigen arteficiellen Einwirkungen ihre Entstehung verdanken; auch von einem Eindringen von Farbstoffkörnchen kann kaum die Rede sein, weil auch bei der Anwendung von Farbstofflösungen dieselben blauen Granula zum Vorschein kommen. Dagegen ist es mir wahrscheinlich, dass die Färbung der

---

1) O. Schultze, l. c.

2) Arnstein, Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anat. Anzeig. Bd. II.

3) Mitrophanow, l. c.

4) J. Arnold, Ueber die Abscheidung des indigschwefelsauren Natrons im Muskelgewebe. Virchow's Archiv Bd. 71. 1877.

Kerne bei den Indigkarminversuchen nicht als eine vitale Erscheinung angesehen werden darf, weil bei den Methylenblauexperimenten an der lebenden Froschzunge eine Färbung der Kerne nur dann vorhanden war, wenn die Muskelfasern bereits anderweitige Veränderungen darboten und offenbar die Fähigkeit sich zu contrahiren eingebüsst hatten.

Das Auftreten der Körner darf somit wie an den Knorpelzellen, so auch an den Muskelfasern als der Ausdruck von Stoffwechselvorgängen gedeutet werden; sehr wahrscheinlich sind sie als umgewandelte Sarcosomen anzusehen. Warum nur ein Theil der Körner sich färbt und unter welchen Bedingungen dies geschieht, ob die blauen Granula noch als lebende Substanz angesprochen werden dürfen, darüber auch nur Vermuthungen auszusprechen, wäre voreilig.

Bei der Beurtheilung dieser Verhältnisse verdient die Thatsache Berücksichtigung, dass in der Muskulatur des sich lebhaft contrahirenden Froschherzens gefärbte Granula vorkommen. Hat man in den Rückenlymphsack eines Frosches Methylenblau in Substanz eingeführt und nach drei bis vier Tagen das noch lebhaft schlagende Herz möglichst rasch herausgeschnitten, dann finden sich in der Muskulatur zahlreiche blaue Granula neben ungefärbten Körnern. Dieselben liegen zum Theil zwischen den Fasern, zum Theil im Innern dieser zwischen den Fibrillensystemen und, wenn ich nicht irre, auch zwischen den einzelnen Fibrillen (Fig. 4). Auch hier erschien das Sarcoplasma reichlicher vertreten zu sein, als sonst[1]).

Ganglienzellen.

In der Mittheilung über feinere Structur der Ganglienzellen[2]) habe ich die Frage erörtert, ob die Nissl-Körper präexistente Gebilde sind, wie Flemming und von Lénhossek meinen, oder nicht, wie Held annimmt. Ich hob hervor, dass sich dieselben, wie ich nach früheren Untersuchungen erwartet hatte, ohne Zusatz und bei Anfeuchtung mit Serum und physiologischer Kochsalzlösung wahrnehmen lassen. Held verlangte den Nach-

1) Vergleiche J. Arnold, Ueber Structur und Architectur der Muskelfasern. Arch. f. mikrosk. Anat. 1898 Bd, 52.

2) J. Arnold, dieses Archiv Bd. 52. 1898.

weis, dass es sich nicht um vitale bezw. postmortale Säuerung im Innern der Zellen handle, welche eine vor der Beobachtung bereits eingetretene Ausfällung der Nissl-Körper bewirke. Dieser war natürlich nicht zu erbringen. Immerhin schien mir schon die Thatsache für die Beurtheilung der Verhältnisse bedeutungsvoll, dass auch ohne Einwirkung von Reagentien, welche die Eiweisskörper fällen, diese Gebilde zur Anschauung gebracht werden können. — An Jodkalipräparaten liess sich feststellen, dass die Nissl-Körper Körner von verschiedener Grösse und Lichtbrechung enthalten. Ich komme hier auf diesen Gegenstand zurück, weil ich die Beobachtung machte, dass die Nissl-Körper an Objekten, auf welche zuvor andere Reagentien nicht eingewirkt hatten, in Methylenblau-Kochsalzlösung ($^1/_2$ $^0/_0$ in 0,75 Chlornatriumlösung) sich intensiv blau färben[1]).

Das Verfahren ist ein sehr einfaches. Man schneidet die Vorderhörner des Rückenmarks (Mensch, Rind, Kalb), nachdem man dasselbe in der Mitte durchtrennt hat, mit der Scheere heraus und legt kleine Stückchen in die Farbstofflösung. Nach einiger Zeit zeigen die Ganglienzellen eine blaue Färbung, während die Nervenfasern nicht oder schwach röthlich tingirt sind.

Bei genauerer Untersuchung überzeugt man sich, dass die Färbung der Substanz der Zellen eine sehr schwache ist; dagegen treten in ihr die intensiv gefärbten Nissl-Körper hervor. Sie erschienen mir zahlreicher und dichter gelagert und dementsprechend die zwischen ihnen gelegenen Gebilde einen kleineren Raum einzunehmen als am fixirten Objekt. Zerzupft man die Objekte, so dass man isolirte Nissl-Körper oder wenigstens Theile derselben zu sehen bekommt, dann kann man sich davon überzeugen, dass dieselben Körner enthalten; die einen waren intensiv gefärbt, die andern schwach oder nicht tingirt. Ausser den Nissl-Körpern erschienen nur noch die Kernkörperchen stark und zwar gleichfalls blau gefärbt; die sonstigen Bestandtheile des Kerns und der Zelle zeigen keine oder eine nur schwache Färbung.

Ich bin weit davon entfernt, aus diesen Befunden weitgehende Schlüsse zu ziehen; immerhin sind sie meines Erachtens bedeutungsvoll genug, um eine Erwähnung zu verdienen.

1) Anmerkung: Nachträglich werde ich darauf aufmerksam, dass Turner über ganz ähnliche Beobachtungen berichtet (Brain 1899).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV.

Fig. 1. *a—d.* Granulafärbung in den lebenden Knorpelzellen des Episternum (Frosch) nach Einführung von Neutralroth in den Lymphsack.

Fig. 2. Schnitte durch den Femurkopf (Frosch) frisch eingelegt in Methylenblau-Kochsalzlösung. Während bei *b* die ganze Kapsel gefärbt ist und von blauen Linien in radiärer Richtung durchsetzt wird, zeigt die Kapsel bei *a* nur in der äusseren Zone eine solche Färbung. *c* zeigt eine diffus gefärbte und von blauen Punkten durchsetzte Knorpelkapsel von oben.

Fig. 3. Lebende Muskelfasern vom Froschschenkel nach Einführung von Methylenblau in den Lymphsack. *a—c* = blaue Granula in den intercolumnaren Räumen. *d* = Querschnitt: blaue Granula zwischen den Muskelfeldern. *e—h* = isolirte interstitielle Körner.

Fig. 4. Isolirte Muskelfasern aus dem schlagenden Froschherzen.

Fig. 5 u. 6. Isolirte Ganglienzellen aus dem menschlichen Rückenmark (ohne vorhergehende Conservirung) mit $^1/_2$ % Methylenblau-Kochsalzlösung gefärbt.

Fig. 7. Isolirte Ganglienzelle aus dem Rückenmark vom Kalb; nach derselben Methode behandelt.

Zur Kenntniss der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden.

Von

Prof. **N. Nassonow.**

Hierzu Tafel XXVI, XXVII und XXVIII.

Die phagocytären Organe der Nematoden wurden bisher bei einigen Ascarisarten, Lecanocephalus annulatus und Sclerostomum (Strongylus) armatum beschrieben und sind hauptsächlich durch den Namen „büschelförmige“ Körper, oder Organe, bekannt. Ihre phagocytären Eigenschaften sind von mir bei As-

caris megalocephala und lumbricoides[1]), ebenso wie bei Sclerostomum (Strongylus) armatum[2]) beschrieben worden.

Was den anatomischen Bau der erwähnten Organe betrifft, so ist er bei weitem nicht mit voller Genauigkeit erkannt, sowie das Vorkommen derselben bei den verschiedenen Gruppen der Nematoden noch nicht festgestellt ist. Wie bekannt, werden jene phagocytären Organe folgendermaassen geschildert: es sind einzelne, vor der Wand der Leibeshöhle, wie auch an den benachbarten Organen haftende Zellen. Letztere besitzen Ausläufer und besondere runde oder birnförmige Bildungen, denen Hamann die Benennung „Endorgane" gegeben hat.

Der Name „büschelförmige Körper oder Organe" stammt offenbar von der Anwesenheit der Ausläufer. Obige Benennung scheint mir nicht ganz zutreffend, desto mehr, da, wie wir sehen werden, jene Organe manchmal der Ausläufer entbehren. Aus diesem Grunde halte ich die Benennung „phagocytäre Organe", ihrer Function gemäss, für zweckmässiger. In der vorliegenden Arbeit befinden sich die Resultate meiner Untersuchungen über phagocytäre Organe solcher parasitischer Nematoden, wie Ascaris ferox und Strongylus paradoxus, die in obiger Hinsicht von anderen Autoren gar nicht oder ziemlich ungenau, wie Ascaris osculata und decipiens, Oxyuris curvula und Sclerostomum armatum, studirt worden ist.

Ascaris osculata Rud.

Schneider[3]) war der erste, der in seiner Monographie der Nematoden die Existenz der „büschelförmigen Körper" bei A. osculata, ohne aber eine Beschreibung ihres anatomischen Baues hinzuzufügen, erwähnte. Jägerskiöld[4]), welcher jene

1) N. Nassonow, Sur les organes phagocytaires chez les Ascarides. Arch. de Parasitologie. 1898. No. 1. Idem, Zur Anatomie u. Biologie der Nematoden, II. Ascaris megalocephala Arbeit aus dem zool. Cabinet d. K. Universität Warschau im Jahre 1897. 1898 (russ.).

2) N. Nassonow, Sur les organes phagocytaires chez le Strongylus armatus. Zool. Anz. No. 560. 1898.

3) A. Schneider, Monographie der Nematoden. 1866. p. 220.

4) L. Jägerskiöld, Beiträge zur Kenntniss der Nematoden. Zool. Jahrbüch. Abth. f. Anat. Bd. VII. 1894. p. 473.

Körper bei der erwähnten Art untersuchte, theilt in seiner ersten Arbeit mit, dass hier Körper vorkommen, ähnlich denjenigen, die von Kobb gefunden und von Jägerskiöld bei A. decipiens und simplex gesehen worden sind. In seiner zweiten Arbeit giebt letzterer Autor[1]) zu, dass die erwähnten Organe bei A. osculata zu einem anderen Typus gehören. Seiner Meinung nach erinnern sie im Allgemeinen an die büschelförmigen Organe bei Lecanocephalus und bei A. megalocephala, doch bei A. osculata befinden sie sich nur in der Zweizahl, indem sie am rechten freien Rande des sogenannten Excretionsorganes (Seitengefässes) liegen. Jägerskiöld giebt die Dimensionen der Körper an (0,030—0,040 mm im Querschnitt bei einer Länge von ca. 1 mm), indem er erwähnt, dass der Zellkörper ziemlich lange und reich verzweigte Ausläufer, die theils an dem freien Rande des Excretionsorganes, theils an dem rechten Seitenfeld befestigt sind, sendet; einige gehen auch bis an die Muskulatur.

Nach meinen Untersuchungen von A. osculata aus Phoca barbata ist die Aehnlichkeit ihrer büschelförmigen Organe mit denjenigen von A. megalocephala bedeutender, schon aus dem Grunde, weil jene Organe sich bei A. osculata in der Vierzahl, nicht in der Zweizahl, wie Jägerskiold meint, befinden. Dieser Forscher weist auf die Verbindung zwischen der zur Hälfte reducirten Zahl der büschelförmigen Organe und der einseitigen Anlage des Excretionsorgans hin.

Bei A. osculata hat das Excretionsorgan, wie bekannt, die Form einer sehr grossen länglichen Zelle mit einem flachen ovalen Kern (Taf. XXVI Fig. 1 *a*). Es ist nur an das linke Seitenfeld befestigt (Taf. XXVI Fig. 1 f_1). Die den Kern bergende Partie stellt eine starke Verbreiterung dar (Taf. XXVI Fig. 1 *b*). Das starke Wachsthum des Excretionsorgans auf der einen Seite bedingt, aus rein mechanischen Gründen, offenbar nur die Verschiebung von zweien büschelförmigen Organen, die ursprünglich links zu liegen kommen, nach rechts. Darüber kann man sich leicht sowohl an jungen Exemplaren von A. osculata überzeugen. Wie es scheint, hat sich das Vorderpaar der büschelförmigen Organe der Unter-

1) L. Jägerskiöld, Ueber die büschelförmigen Organe bei den Ascarisarten. Centralbl. f. Parasitenkunde etc. Bd. XXIV. 1898. p. 737 und 789.



suchung von Jägerskiöld entzogen, da es am wenigsten entwickelt und dazu von Excretionsorganen vom rechten Seitenfelde, von Muskulatur und dem Darm zusammengepresst ist (Tafel XXVI Fig. 1 *c* und Fig. 4 *a* und *c*). Was das zweite Paar betrifft, so ist es gewöhnlich leicht zu finden (Taf. XXVI Fig. 1 *d*).

Das vordere Paar der büschelförmigen Organe besitzt einen stark verlängerten, mit verschmälerten Enden versehenen Körper. Letzterer besitzt Ausläufer, die hauptsächlich von den Seiten entspringen (Taf. XXVI Fig. 2). Manchmal an der dem Seitenfelde oder dem Excretionsorgane zugewendeten Fläche fehlen die Ausläufer. Der Zellenkörper ist immer mehr oder weniger abgeplattet, und seine der Muskulatur zugekehrte Fläche besitzt eine stärkere Wölbung, als die abwärts liegende (Taf. XXVI Fig. 4 *a*). Im Zellenleibe liegt der ovale und plättchenförmige Kern, dessen Längsaxe parallel der Körperaxe verläuft (Taf. XXVI Fig. 1 *c* und Fig. 4 *b*). Sehr oft sehen wir am Kern unregelmässige Contouren, wobei an seiner Oberfläche sich kleine abgerundete Ausbuchtungen bilden (Taf. XXVI Fig. 2 *b*). Die schmalen Zellen werden von der Fläche durch eine grosse Anzahl von Ausläuferverästelungen und Endorganen verdeckt und ihr Körper wird schwer unterscheidbar, um so mehr, als die Verästelungen der einen Zelle sich mit denjenigen der anderen dahinterliegenden verschlingen. Während die Leibesbreite der hinteren Zellen ungefähr 0,08 mm beträgt, misst die der vorderen nur ca. 0,06 mm. Der Kern der vorderen Zellen ist entsprechend ebenfalls kleiner; der Querdurchmesser beträgt ungefähr 0,03 mm.

Das hintere Zellenpaar, dessen Grösse bedeutender erscheint, ist weniger in die Länge gezogen. Der Kern (ungefähr 0,05 mm Querdurchmesser) sieht hier meistentheils rund aus, ist leicht abgeplattet und treibt auf der Oberfläche kleine Ausläufer (Tafel XXVI Fig. 1 *c*). Die grösseren Ausläufer werden hauptsächlich von den Rändern entsendet, während die Verästelungen der Ausläufer in verschiedenen Richtungen verlaufen.

Die Ausläufer aller vier Zellen enden als sogenannte „Endorgane“ oder als Fasern (Taf. XXVI Fig. 3 *a* und *c*), mit deren Hülfe die Zelle sich an das rechte Seitenfeld, an das Excretionsorgan und an die äusseren Bedeckungen anheftet. Manche Ausläufer bieten stellenweise Anschwellungen dar, oder sie sind durch ringförmige Vertiefungen getheilt, so dass sie perlschnurförmig er-

scheinen (Taf. XXVI Fig. 3 *b*). Die grösste Zahl der Ausläufer befestigt sich an das Excretionsorgan; falls wir also letzteres aus der Leibeshöhle entfernen, entfernen wir auch gewöhnlich alle vier sternförmigen Zellen. Im Zellenleibe liegen, wie bei A. megalocephala, in grosser Anzahl oft wellenförmig verlaufende und sich gegenseitig kreuzende Fasern. Letztere treten in die Ausläufer ein und gehen in diejenigen Fasern über, mit deren Hülfe die Anheftung der Ausläufer zu Stande kommt.

Die Endorgane (0,002—0,08 mm breit) ähneln stark denjenigen von A. megalocephala und lumbricoides[1]) (Taf. XXVI Fig. 3 *a*), aber nie konnte ich an ihnen jene runden Körper, den Kernen ähnlich, wahrnehmen.

Ausser A. osculata beschreibt Jägerskiöld[2]) noch die Lage von nur zwei phagocytären Organen bei Ascaris spiculigera[3]), wobei er sagt: „Auch bei Ascaris spiculigera, die sowohl durch ihre äussere Erscheinung, wie in ihrem Bau sehr an A. osculata erinnert . . . . . sind die büschelförmigen Zellen auch in ähnlicher Weise entwickelt, wenigstens soweit ich nach meinen alten, in dieser Hinsicht nicht ganz guten Präparaten urtheilen kann". Deswegen vermuthe ich, dass auch bei A. spiculigera sich wie bei A. osculata vier phagocytäre Organe befinden.

In der Leibeshöhle, unterhalb der mittleren Darmpartie von A. osculata, an der Stelle vor dem vorderen Darmblindsack (Taf. XXVI Fig. 1 *h*), nach der Beschreibung von Linstow, liegt ein ovaler Körper mit Ausläufern versehen, den er für ein Ganglion (Oesophagealganglion) ansieht und für von hier entspringende Nerven, die die Leibeshöhle, entgegengesetzt dem Ausspruche Schneider's, ganz frei durchlaufen. Spengel meint in seiner kritischen Notiz[4]), dass Linstow als Ganglion den büschelförmigen Körper gedeutet hat. „Eine letztere Erwähnung, einer dieser (büschelförmigen) Zellen habe ich endlich", sagt Spengel in Linstow's Untersuchungen an Nematoden „in: Arch. mikr. Anat. V 44, 1895, p. 530, Taf. 31 Fig. 12 ge-

1) N. Nassonow, Sur les organes phagocytaires chez les Ascerides etc.

2) L. Jägerskiöld, Ueber die büschelförmigen Organe etc.

3) Auch bei A. clarata und rotundata.

4) J. Spengel, Bemerkungen zum Aufsatz von N. Nassonow über die Excretionsorgane etc. Zool. Anz. 1897 No. 536. p. 247.

troffen. Allerdings hat dieselbe eine höchst verwunderliche Deutung erfahren, bei der man unwillkürlich an Greeff's Beschreibung des angeblichen Gehörbläschens der Alciopiden und ihre Kritik durch Kleinenberg (in: Z. wiss. Zool. 44. Bd. p. 78) gemahnt wird." ..... „Nun Schneider's Ausspruch wird durch Linstow's Beobachtung nicht von ferne berührt, denn das vermeintliche Oesophagealganglion ist gar kein Ganglion, sondern ein „büschelförmiger Körper", eine einzige riesige Zelle, deren mächtigen Kern Linstow auch ganz richtig abbildet!" Und an einer anderen Stelle[1]) heisst es: „Dass aber dieses vermeintliche Ganglion eine büschelförmige Zelle ist, habe doch wohl gezeigt." Jägerskiöld hatte die Möglichkeit, jene von Spengel für einen büschelförmigen Körper gehaltene Bildung zu untersuchen; er kommt zu folgendem Schluss[2]): „Wenn ich aus meinen Serienschnitten von A. osculata Schlüsse ziehen darf, so ist diese Bildung ebensowenig ein büschelförmiger Körper, wie ein Ganglion, sondern sie besteht aus Bindegewebsfasern (vielleicht auch Muskeln), die den Darmblindsack theils mit dem Oesophagus, theils mit der Körperwand verbinden. Dass wir es mit einem büschelförmigen Körper zu thun haben, ist auch dadurch ziemlich unwahrscheinlich, dass A. osculata zwei solche Organe an ihrem Excretionsorgan haftend hat." Was Jägerskiöld's Meinung betrifft, so kann ich sie insofern bestätigen, als man die von Linstow oberhalb des Darmes beobachtete und von ihm als Ganglion angesehene Zelle unmöglich für einen „büschelförmigen Körper" betrachten kann, weil sie zum Bestand des Muskelstranges, der vom Darmblindsack zur äusseren Haut sich erstreckt, gehört (Taf. XXVI Fig. 1 *g*). Somit wäre Spengel's Kritik als nicht ganz zutreffend zu betrachten, um so mehr, als bei A. osculata sich alle vier „büschelförmigen Körper" befinden, d. h. die überhaupt maximale bei den Ascariden, welche typische büschelförmige Körper besitzen, vorgefundene Anzahl.

---

1) J. Spengel, Noch ein Wort über die Excretionszellen der Ascariden. Zool. Anz. 1897. No. 544. p. 429.

2) L. Jägerskiöld, Ueber die büchelförmigen Organe etc. pag. 740.

Ascaris ferox Ehrb.

In der Leibeshöhle an der Stelle, wo wir bei A. megalocephala die phagocytären Organe vorfinden, treffen wir bei A. ferox aus Procavia syriaca längliche und schwach braun gefärbte Gebilde (Taf. XXVI Fig. 6*a* und a_1). Sie liegen unterhalb der Seitenfelder, indem sie sich an letztere entweder anschmiegen oder öfter in einem gewissen Abstande von ihnen sich befinden (Taf. XXVI Fig. 5*a*). Ihre Verbindung mit den Seitenfeldern und mit der Körperwand erfolgt durch die Vermittelung von dünnen Fasern oder structurlosen Membranen (Taf. XXVI Fig. 5*a*). Die erwähnten Gebilde sind paarig angeordnet, in verschiedenen Abständen voneinander in der vorderen Partie der Leibeshöhle. Bei den Weibchen befinden sie sich immer vor der Geschlechtsöffnung (Taf. XXVI Fig. 6*e*). Ein Paar befindet sich näher dem Vorderende des Körpers, während das andere etwas dahinter liegt. Jedes Gebilde stellt eine stark nach der einen Axe langgezogene Zelle vor, deren Länge bis 6 mm messen kann. Die Längsaxe ist gewöhnlich beinahe parallel derjenigen des Thierkörpers. Die Zelle ist an den Enden verschmälert. Die Breite ihrer mittleren dickeren Partie erreicht bis 0,1 mm. Hier befindet sich gewöhnlich der meistentheils ovale Kern, dessen Grösse im Verhältniss zur Zellengrösse sehr gering erscheint; die Länge des grössten Durchmessers beträgt nämlich 0,02 mm (Taf. XXVI Fig. 7 *b*). Jede Zelle besitzt aufeinanderfolgende unregelmässige Erweiterungen (Taf. XXVI Fig. 7 *c*). Diese letzteren erscheinen fast immer in der Form von Anschwellungen von verschiedener Länge, die an verschiedenen Stellen der Zellenden angebracht sind und zuweilen auf der Spitze derselben sich befinden.

Der Zellenkörper ist von einer äusserst dünnen structurlosen Schicht umgeben und besteht aus einem grobkörnigen Plasma, in welchem die Körner gleichmässig vertheilt erscheinen. Nie habe ich weder Vacuolen, noch feinkörnige Plasmapartieen beobachten können. Nur an den Schnitten kann man unregelmässige, sehr feine Schichten, aus einem sich etwas stärker färbenden Plasma bestehend (Taf. XXVI Fig. 5*b*), beobachten.

Man darf kaum zweifeln, dass wir es hier mit Gebilden, die den phagocytären Organen von A. megalocephala und lumbricoides entsprechen, zu thun haben; nur fehlen an ihnen die End-

organe. Darauf weisen sowohl die Lage dieser Gebilde in dem Ascaridenkörper, wie das Verhältniss zu den anderen Organen hin. Der Hauptunterschied ist also der, dass die Gebilde bei A. ferox sowohl, der verästelten Ausläufer entbehren wie der kleinen oval- oder birnförmigen Endorgane. Wir können doch die schmalen und langen Enden der Zellen bei A. ferox als zwei Zellenausläufer betrachten, so dass ein Unterschied wäre nur in der Zahl der Ausläufer. Die Aehnlichkeit der beiden Zellenenden mit den Ausläufern der büschelförmigen Zellen wird durch den Umstand noch stärker, dass wir sowohl bei diesen, wie bei jenen lokale Anschwellungen treffen, welche, wie die Endorgane, bei A. megalocephala und lumbricoides fremde Körper aus der Leibeshöhle in sich aufnehmen können.

Ascaris decipiens Kabbe.

Cobb[1]) beschrieb bei A. Kükenthalii besondere „drüsige Organe", die hinter dem Oesophagus zwischen dem Darm und der Körperwand, auf der Bauchseite des Körpers, unmittelbar unterhalb des Seitenfeldes sich befinden. Nach Cobb's Beschreibung besitzen jene Organe 0,6 mm Breite und 3—4 cm Länge. Sie bestehen aus vielen Hunderten von sackförmigen, meistentheils polygonalen Elementen, die miteinander durch feine bindegewebige Fasern verbunden sind. „Sie liegen, sagt Cobb, ziemlich frei in der Leibeshöhle und sind nur durch sehr zarte Fäden an Darm und Leibeswand befestigt. Die einzelnen Schläuche, deren Wände aus einer Schicht epithelialer Zellen bestehen, enthalten stets 1—5 grosse bläschenförmige Zellen, ausserdem jeder Schlauch seinen Ausführungsgang. Die einzelnen Ausführungsgänge vereinigen sich hie und da zu gemeinsamen Röhren" . . . „Man darf aber vielleicht vermuthen, dass sie in physiologischer Beziehung die hinteren Darmdrüsen der höheren Thiere vertreten". Ebensolche drüsige Organe befinden sich, nach der Angabe von Cobb, bei Ascaris bulbosa.

Nach der Schilderung von Jägerskiöld bei Ascaris

1) N. Cobb, Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XXIII. 1889.

decipiens[1]) bestehen obige Organe theils aus ebensolchen polygonalen kernenthaltenden Gebilden, wie diejenigen von Cobb, theils wieder aus zahlreichen sie umgebenden Körnchen. Nach Jägerskiöld[2]) liegen sie im Bindegewebe, das in Form eines Netzes den Darm um das Excretionsorgan einerseits mit den Seitenfeldern anderseits verbindet. „Ich glaube, sagt er, vielmehr, dass es sich hier um etwas handelt, was den „floating cells from the general cavity of body“ entspricht, welche Bastian unter anderen Formen auch bei Ascaris lumbricoides gefunden hat.“

Einige Zeit nachher hat Jägerskiöld[3]) die drüsigen Organe bei A. decipiens nochmals geschildert. Er meint, dass diese Organe den büschelförmigen Zellen, die bei A. osculata in der Zweizahl beobachtet werden, homolog sind. Da die Beschreibung der genannten Körper nicht allzulang ist, führe ich sie im Ganzen an: „Die büschelförmigen Zellen sind in der That hier sehr wenig büschelförmig, sie sind gewöhnlich von einer sehr deutlichen Membran umgeben, haben äusserst spärliche Ausläufer (die vielleicht den Drüsenausführungsgängen Cobb's entsprechen) und ihr Plasma ist in den peripheren Schichten oft gleichsam vakuolisirt, während die centralen Theile der Zellen mehr homogen erscheinen. Ich kann den Gedanken nicht unterdrücken, dass es diese randständigen Höhlungen sind, die Cobb als „epitheliale Zellen“ gedeutet hat, man vergleiche seine Figur 16 mit der am meisten nach links gelegenen büschelförmigen Zelle auf der nebenstehenden Zeichnung. Im Centrum der fraglichen Zellen findet sich immer ein, bisweilen zwei oder sogar drei, ja nach den Angaben Cobb's vielleicht bis fünf Kerne, die von kleinen chromophilen Körnern prall gefüllt sind, aber doch ein oder zwei Nucleolen zeigen. Zweifelsohne sind es, glaube ich, diese Kerne, die Cobb als „bläschenförmige Zellen abgebildet und beschrieben hat (siehe l. c. p. 7 und Fig. 16). Die büschelförmigen Zellen haben eine Grösse von ca. 0,035—0,1 × 0,04 × 0,04 mm; sie sind somit, verglichen mit den oben er-

---

1) L. Jägerskiöld vermuthet, dass A. Kükenthalii identisch mit A. simplex, und A. bulbosa mit A. decipiens ist.

2) L. Jägerskiöld, Beiträge zur Kenntniss der Nematoden. Zool. Jahrb. Abth. f. Anatomie Bd. VII. 1894.

3) L. Jägerskiöld, Ueber die büschelförmigen Organe etc. p. 791—793.

wähnten homologen Bildungen, relativ klein. Sie werden von kleinen (0,004—0,010 mm im Diameter) bläschenförmigen Gebilden, die dicht an ihren Wänden liegen oder auch ganz frei in der Leibeshöhle vorkommen, umgeben. Ich halte sie für mit den Endorganen homologe Gebilde."

Jägerskiöld vermuthet, dass die bei A. decipiens geschilderten Gebilde einerseits denen homolog sind, die bei A. megalocephala, osculata etc. in geringer Zahl vorkommen und unter dem Namen „büschelförmige Organe" bekannt sind, anderseits aber denjenigen, die in Mehrzahl bei manchen Strongylusarten beobachtet werden und von Hamann[1]) beschrieben worden sind. Falls man sogar mit Jägerskiöld's Berichtigung in der Erklärung der Bedeutung der einzelnen Gebilde als einzelnen Zellen einverstanden ist, bleibt doch ein wesentlicher Unterschied in den Beobachtungen beider Verfasser bestehen. Dieser Unterschied besteht darin, dass wir, nach Cobb, mit vielen Körperchen, die miteinander vereinigt sind, nach Jägerskiöld aber mit abgesonderten Körperchen, die einzelnen büschelförmigen Organen entsprechen, zu thun haben.

In seiner ersten Arbeit[2]) erwähnt Jägerskiöld, dass die von Schneider geschilderten büschelförmigen Körper von ihm bei A. clavata untersucht worden sind, wobei Jägerskiöld meint, dass sie den drüsigen Organen von Cobb homolog sind, In der zweiten Arbeit[3]) dagegen sagt er, dass es zwischen den genannten Gebilden einen wesentlichen Unterschied giebt. Aehnliche Gebilde denjenigen, die er bei A. decipiens studiert hat, fand er bei A. simplex, letztere aber wurden von ihm wenig ausführlich bearbeitet. — Hier ist unentbehrlich zu bemerken, dass Jägerskiöld in seiner zweiten Arbeit schon gar nicht, weder das das drüsige Organ umgebende Bindegewebe erwähnt, noch dasselbe auf den Zeichnungen abbildet.

Im laufenden Jahre habe ich, dank der Liebenswürdigkeit von Linstow und von Krabbe, zu meiner Verfügung eine bedeutende Anzahl von gut conservirten Exemplaren von Ascaris decipiens aus Phoca barbata und Phoca vitulina gehabt, so dass

1) O. Hamann, Die Nemathelminthen. II. 1895.
2) L. Jägerskiöld, Beiträge etc. p. 489—90.
3) L. Jägerskiöld, Ueber die büschelförmigen Organe etc.

ich die Möglichkeit bekam, die uns interessirenden Gebilde zu untersuchen und die widersprechenden Beobachtungen von Cobb und Jägerskiöld zu prüfen.

Meiner Meinung nach ist Jägerskiöld vollkommen berechtigt, wenn er sagt, dass die von Cobb beschriebenen bläschenförmigen Zellen Kerne sind, und die periphere Schicht der Körperchen kein Epithel, sondern nur die äussere Schicht des Zellprotoplasmas vorstellt. Doch lässt er vollkommen ausser Acht, dass die Zellen sehr oft miteinander durch Fortsätze in Verbindung treten können, und dass die Fortsätze selbst in einander übergehen. Die Verbindung zwischen den Körperchen wird von Cobb erwähnt, nur schreibt ihnen letzterer unrichtig die Bedeutung von Ausführungsgängen zu. Solche Verbindung kann, wie wir sofort sehen werden, unzweifelhaft existiren.

Die in Rede stehenden Organe liegen bei A. decipiens gerade in derselben Stelle, wo bei A. osculata (Taf. XXVI Fig. 1) die büschelförmigen Organe sich befinden, d. h. zwischen dem stark entwickelten und nur an der linken Seite sich befindenden Excretionsorgan (Seitengefäss) um das linke Seitenfeld (Taf. XXVIII Fig. 8 *a*). Indem wir die uns interessirenden Gebilde bei jungen Exemplaren von A. decipiens studiren, bemerken wir an dieser Stelle grosse protoplasmatische Partien, die sehr unregelmässige Contouren besitzen (Taf. XXVIII Fig. 7). Diese Partien erreichen oft eine Länge von 0,8 mm bei einer Länge des ganzen Gebildes, die 5 mm beträgt. In diesen Partien liegen ovale Kerne in sehr grosser Anzahl (Taf. XXVIII Fig. 7 *a*). Zuweilen konnte ich ihrer mehr als hundert zählen. Die Länge des grössten Durchmessers jener Kerne beträgt 0,006 mm. Ihre Form ist meistentheils eine ovale, sie besitzen ein oder zwei Kernkörperchen. Um den Kern liegt ein grobkörniges, keine Vacuolen enthaltendes Protoplasma. Vacuolen treffen wir dagegen entweder in der mehr peripheren Protoplasmaschicht oder in den Stellen zwischen den Kernen. In diesen Stellen hatte das Protoplasma das Aussehen eines grossmaschigen Netzes. An einzelnen Stellen kann man sich überzeugen, dass die Oberflächenschicht dieser Partien eine Structurlosigkeit aufweist, was allem Anscheine nach einer Membran entspricht, die Jägerskiöld bei der Beschreibung des Baues der von ihm bei A. decipiens untersuchten Zellen erwähnt. Bil-

dungen solcher Art kann man selbständig als eine vielkernige Zelle auffassen.

Die Peripherie einer solchen Zelle sendet Ausbuchtungen und Ausläufer (Taf. XXVIII Fig. 7 *b*), in die ebenfalls Kerne eindringen, aus. In jedem Ausläufer kann man gewöhnlich zwei bis vier Kerne unterscheiden. Oft ist in ihnen die Zahl der Kerne grösser. Die Ausbuchtungen und Theile der Ausläufer können sich mehr oder weniger durch verschieden starke Einschnürung von der Zelle abheben. Oft sehen wir, dass ein Ausläufer dieser Art sich mit dem Körper der grossen polynucleären Zelle nur mit Hilfe eines dünnen protoplasmatischen Stranges verbindet, so kann eine theilweise Isolirung von Plasmapartien sammt Kernen (einer oder mehreren) zu einer starken Ausbildung gelangen. Die auf Fig. 7 Taf. XXVIII abgebildete vielkernige Zelle ist dem Vorderende des besprochenen Organs entnommen worden. Auf dem Hinterende bei demselben Exemplar sehen wir, dass die erwähnte theilweise Isolirung so stark ausgedrückt ist, dass wir nur winzige Plasmapartien (von 0,01 mm anfangend), die ein oder mehrere Kerne enthalten (Taf. XXVIII Fig. 6), und die mit einander durch Stränge verbunden sind, unterscheiden. Die auf der Fig. 6 Taf. XXVIII abgebildete Partie des Gebildes kann man als eine grosse vielkernige, stark verästelte Zelle auffassen, oder aber als einen Complex von kleinen Zellen, die untereinander durch Stränge oder Ausläufer in Verbindung stehen.

Die Isolirung kann sich noch weiter erstrecken; indem wir kleine Zellen, zu zwei und drei, mit Strängen oder Ausläufern verbunden (Taf. XXVIII Fig. 10), oder auch einzelne Zellen (Taf. XXVIII Fig. 9) beobachten.

Auf der Oberfläche aller oben beschriebenen Zellen bemerken wir zweierlei Bildungen. Erstens Ausläufer, deren einzelne direkt und unmittelbar in die entsprechenden Theile der benachbarten Zellen übergehen und auch solche, die sich gewöhnlich verjüngen und Faserbüschel (Taf. XXVIII Fig. 6—10 *d*) bilden. Mit ihrer Hülfe heften sich die Zellen aneinander und an die benachbarten Organe, namentlich an die Seitenfelder, an das Excretionsorgan und die äusseren Bedeckungen. Zweitens finden wir an der Oberfläche der Zellen rundliche Erhabenheiten aus einem durchsichtigen, feinkörnigen, homogenen Protoplasma, die eine Breite von 0,06 mm erreichen und keine Kerne aufweisen

(Taf. XXVIII Fig. 6—10*c*). Diese Erhabenheiten können sich stark von dem Zellenplasma abheben, indem sie eine volle Identität mit manchen Endorganen der phagocytären Organe bei Ascaris megalocephala aufweisen; mit der Ausnahme, dass ich bei A. decipiens in der Mitte der Endorgane niemals das Hervortreten von jenen runden Gebilden, den Kernen ähnlich, wahrnehmen konnte. Ich habe nicht beobachtet, dass die Endorgane in der Leibeshöhle der Ascariden ganz frei vorkommen.

Bei erwachsenen Ascariden finden wir die stärkere Stufe der Zellenisolirung, trotzdem beobachten wir stets nicht gänzlich isolirte Zellen, die in der Zahl von mehreren, ähnlich denen, die wir auf Fig. 6 und 10 Taf. XXVIII gesehen haben, durch Ausläufer verbunden sind. Jägerskiöld beschreibt nur vereinzelte vollkommen isolirte Zellen. Das Bindegewebe, das er in seiner ersten Arbeit erwähnt, fehlt in den phagocytären Organen vollkommen.

Auf diese Weise haben wir ursprünglich sehr grosse verästelte Zellen mit einer grossen Anzahl von Kernen; weiter theilen sich obige Zellen in eine grosse Anzahl von kleineren Zellen, die untereinander in Verbindung stehen können. Die ursprüngliche Anzahl der grossen Zellen konnte ich nicht bestimmen, da ich mit Zellen, die im Moment einer mehr oder weniger vorgeschrittenen Theilung begriffen waren, zu thun hatte. Die getheilten, stark verästelten Zellen durchflechten oft gegenseitig ihre Ausläufer so stark, dass man die Grenzen jeder Zelle kaum bezeichnen kann. Aus dem Umstande, dass bisher bei der Mehrzahl der Ascaridenarten vier sogenannte büschelförmige Körper gefunden worden sind und die Zahl vier als die maximale festgestellt ist, vermuthe ich, dass bei A. decipiens ursprünglich auch vier Zellen erscheinen, deren Kerne sich stark vermehren, worauf die Theilung der Zelle selbst auf dem oben geschilderten Wege erfolgt.

Jedenfalls, in Anbetracht dessen, was wir oben angeführt haben, ist es kaum möglich anzunehmen, dass, wie Jägerskiöld meint, die einzelnen kleinen Zellen den büschelförmigen Zellen von A. osculata homolog sind. Wahrscheinlich sind sie homolog nur Theilen von Gebilden, die den büschelförmigen Organen ähnlich sind und von ihnen abstammen. Was weiter ihre physiologische Bedeutung betrifft, so kann man kaum bezweifeln, dass

wir es bei A. decipiens mit Organen derselben Kategorie, wie die büschelförmigen Organe der anderen Ascarisarten, d. h. mit phagocytären Organen zu thun haben.

Sclerostomum armatum Rud.

Eine Erwähnung der büschelförmigen Körper bei Sclerostomum (Strongylus) armatum finden wir nur bei Schneider[1]) in seiner Monographie der Nematoden. „Bei Strongylus armatus, sagt er, setzt sich an die von der Gefässbrücke abgehenden Schläuche ebenfalls ein solcher büschelförmiger Körper, dessen Stränge mehr fadenförmig und homogen sind, an. Sie verlaufen ungefähr der Bauchlinie folgend, bis fast an den After. Die Klümpchen einer feinkörnigen Substanz bilden daran unregelmässig vertheilte Häufchen und haben eine deutlich rostbraune Farbe.“ Obige Beschreibung sammt der Zeichnung (Taf. XVII Fig. 3) erweckt den unwillkürlichen Zweifel, ob wir es wirklich bei Sclerostomum armatum mit Gebilden, ähnlich den büschelförmigen Organen der Ascariden, zu thun haben. Ich bin wenigstens der Meinung[2]), dass wir es in diesem Falle mit Organen, die den büschelförmigen Organen der Ascaris megalocephala nicht homolog sind, zu thun haben. Eine ähnliche Meinung hat auch Spengel[3]) ausgesprochen. Da es endgültig unmöglich erschien, die Frage der Homologie der genannten Gebilde auf dem Grunde der entsprechenden Literatur zu lösen, so entschloss ich mich, die in Rede stehenden Gebilde zu untersuchen, wobei ich zur Ueberzeugung gelangte, dass Schneider mit büschelförmigen Zellen, die denjenigen der Ascariden ähnlich sind, zu thun hatte, dass die Anzahl solcher Zellen in der Leibeshöhle der Scl. armatum sechs beträgt, und endlich dass diese Zellen phagocytäre Eigenschaften besitzen. Die Hauptergebnisse meiner Beobachtungen theilte ich in meiner vorläufigen Notiz im Zool. Anzeiger[4]) mit.

1) A. Schneider, l. c. p. 229.

2) N. Nassonow, Ueber Spengel's Bemerkungen etc. Zool. Anz. 1897. No. 543.

3) J. Spengel, Noch ein Wort über die Excretionszellen der Ascariden. Zool. Anz. 1897, No. 544.

4) N. Nassonow, Sur les organes phagocytaires chez le Strongylus armatus. Zool. Anz. 1898. No. 560.

Phagocytäre Organe von Scl. armatum wurden von mir an den Weibchen studirt. Der Zellkörper selbst besitzt die Form von einer etwas abgeflachten Kugel oder eines Ellipsoids; eine unregelmässige Form ist dagegen selten (Taf. XXVII Fig. 1 *c* und Fig. 2 *a*). Das Protoplasma des Zellkörpers färbt sich stärker in der Umgebung des Kernes, wobei man in dieser Partie an Schnitten eine Art von concentrischer Schichtung um den Kern, die derjenigen im Körper der büschelförmigen Organe der Ascaris megalocephala und lumbricoides ähnlich ist, beobachten kann. Manchmal kann man in der Peripherie des Zellenkörpers Vacuolen sehen. Die Vacuolen können grosse Dimensionen besitzen, sie treten aber in geringer Zahl auf. Die Grösse des Körpers der büschelförmigen Zellen schwankt zwischen 0,2 mm und 0,4 mm im Diameter. Der Zellkern ist immer rund und hat im Querdurchmesser ca. 0,1—0,2 mm.

Die Ausläufer der phagocytären Organe haben eine sehr verschiedene Länge (Taf. XXVII Fig. 1 *a*). Die längsten von ihnen sind diejenigen, die nach vorn und hinten gerichtet sind, indem sie die Länge von 3 mm erreichen. An der der äusseren Haut und der Darmwand zugekehrten Seite sind die Ausläufer am kürzesten und am spärlichsten vertreten. Es kommt manchmal vor, dass die dem Darmkanal zugewendete Zellenfläche vollkommen der Ausläufer entbehrt.

An den Ausläufern unterscheidet man gewöhnlich unregelmässige Anschwellungen, wie auch einseitige Ausbuchtungen, sowohl wie sekundäre Auswüchse und Bildungen, ähnlich den Endorganen der büschelförmigen Organe der Ascariden (Taf. XXVII Fig. 1 *b*). Die Endorgane haben hier eine rundliche oder birnförmige Gestalt, und sie erscheinen nicht so scharf von der von den Ausläufern abgesondert. Nie begegnete ich in den Endorganen von Scl. armatum Bildungen, die ich bei A. lumbricoides für Kerne zu betrachten geneigt war. Die phagocytären Organe bei Scl. armatum muss man nothwendig für einzellige Gebilde erklären. Ihre Endorgane bieten nur entweder verkürzte Ausläufer der büschelförmigen Zelle oder Prominenzen der peripherischen Protoplasmaschicht dieser Ausläufer dar.

Wie erwähnt, befinden sich die phagocytären Organe in der Zahl von drei Paar in der ventralen Körperhälfte. Das erste Paar liegt gewöhnlich im vorderen Viertel der Leibeshöhle (Taf. XXVII

Fig. 3*a*), hauptsächlich dicht in der Nähe der Seitenfelder und befestigt sich mit Hülfe von Ausläufern theilweise an sie, theils an die „strangförmigen Körper“ von Schneider (Taf. XXVII Fig. 3*h*), theils an die äusseren Bedeckungen.

Das zweite Paar der phagocytären Organe befindet sich manchmal näher dem Seitenfelde, manchmal wieder näher der Bauchlinie. Es liegt hinter dem ersten Paar in einer wechselnden Entfernung. Es kommt oft vor, dass ein von den Organen des zweiten Paares sich dicht in der Nähe des ersten Paares befindet, so dass ihre Ausläufer sich miteinander verschlingen. Das zweite Paar befestigt sich mit Hülfe seiner Ausläufer an den Darmkanal, an die Geschlechtsdrüsen und an die Körperwand (Taf. XXVII Fig. 3*b*).

Das dritte Paar der phagocytären Organe ist in der Nähe der Geschlechtsöffnung, meistentheils etwas vorne, localisirt (Taf. XXVII Fig. 3*c*). Nie konnte ich ihre Befestigung weder an die Seitenfelder noch an die Körperwand feststellen. Ihre Ausläufer befestigen sich immer an die Geschlechtsdrüsen und theilweise auch an die Darmwand. Dieses Paar befindet sich meistentheils in der Nähe der Bauchlinie.

Schneider, der, wie wir gesehen haben, die büschelförmigen Organe bei Scl. armatum schilderte, hat offenbar nur diese Ausläufer der Organe gesehen, wobei er besondere fadenförmige Gebilde bemerkte, die vom Vorderende der Seitenfelder ausgehen. Diese Gebilde verlaufen im Thierkörper längs in der Form von äusserst dünnen Fasern.

Es ist leicht, sich über die phagocytäre Thätigkeit aller dieser büschelförmigen Organe zu überzeugen, wenn man in die Leibeshöhle dieser Nematoden verschiedene feste mikroskopische Substanzen einführt. Ein Gemenge von Carmin und Tusche (in Pulver) wird nach Verlauf einiger Stunden aufgenommen, wenn wir den Wurm in einer Temperatur von 39° C. halten. Die Körner des Pulvers vertheilen sich dabei in den Endorganen und in allen Parthien der Ausläufer der phagocytären Organe.

Bei allen von mir untersuchten Exemplaren waren die Ausläufer dunkelbraun gefärbt, wogegen manche phagocytäre Organe, indem sie durch die äussere Haut durchschienen, schon äusserlich in der Form von dunklen Flecken sich bemerkbar machten. Diese Farbe war dadurch bedingt, dass in ihnen dunkel-

braune runde Körper sich befanden, die wahrscheinlich von ihnen aus der Leibeshöhle aufgenommen und nicht verdaut wurden. Ebensolche Körner beobachtet man im Ueberfluss in den Epithelzellen des Darmes.

Ausser den geschilderten phagocytären Organen konnte ich bei Scl. armatum die Anwesenheit keiner phagocytären Organe feststellen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass das Vorhandensein von sechs Paar der von mir beschriebenen phagocytären Organe einzig und allein für die Gattung Sclerostoma charakteristisch erscheint.

Strongylus paradoxus Mehlis.

Hamann[1]) erwähnt in seiner Arbeit über die Nematoden, dass sich bei den Strongyliden, namentlich bei Str. micrurus, paradoxus und filaria in der Leibeshöhle Zellen befinden, die sich an die innere Fläche der Körperwand anheften. Diese Zellen liegen in der Nähe der medianen Bauchlinie auf den Muskelzellen. Hamann bildet diejenigen, die er bei Str. micrurus gefunden hat, ab. Ihre Grösse beträgt 0,01 mm. Hamann unterscheidet zweierlei Zellen. „Im Allgemeinen," sagt er, „lassen sich zwei Formen unterscheiden, nämlich plasmareiche und plasmaarme Zellen. Die ersteren zeigen eine feine granulirte Substanz, in der der kreisrunde Kern mit deutlichem Nucleolus in der Mitte liegt. Diese Zellen sind oft peripher mit kleinen Gebilden besetzt, die losgelösten Stücken der Zellensubstanz gleichen, mit dieser aber durch Fortsätze in Verbindung stehen. Plasmaarme Zellen, in denen grosse Vacuolen das Plasma auf ein Maschenwerk beschränkt, sind in Fig. 22 und 24*a* dargestellt. Der Zellkern ist dann in dem Maschenwerk inmitten der Zelle suspendirt". Nach der Meinung des Verfassers sind die Zellen amöboid beweglich und functioniren ebenso, wie die Zellen in der Leibeshöhle vieler Würmer.

Bei Str. paradoxus gelang es mir, kleine verästelte Zellen, an den Seiten der Seitenfelder zu finden. Diese Zellen besitzen eine unzweifelhafte Aehnlichkeit mit den phagocytären Organen von A. megalocephala, osculata u. a. Obige Zellen schmiegen

1) O. Hamann, Die Nemathelminthen. II. 1895.

sich gewöhnlich der Seitenfläche der Seitenfelder an (Taf. XXVII Fig. 4 und 5*a*), seltener kommt es vor, dass sich die Zellen ein wenig von den Seitenfeldern entfernen, oder dass sie sich in der Nähe der Mitte der Seitenfelder auf deren Oberfläche befinden. Es ist mir gelungen, an jeder Seite des Körpers die Zahl jener Zellen bis auf 25 festzustellen. Sie liegen an beiden Seiten der Seitenfelder in verschiedener Entfernung voneinander. Oft beobachtet man zwei neben und hintereinander an dem Seitenfelde liegende Zellen (Taf. XXVII Fig. 4), sodass ihre Ausläufer in gegenseitige Berührung kommen können.

Jede Zelle ist gewöhnlich langgestreckt; in ihrer breitesten Parthie, um den Kern, beträgt die Breite von 0,005 bis 0,01 mm. Der Kern, in dem wir immer Kernkörperchen begegnen, misst ca. 0,04 mm. Der Zellkörper in der den Kern bergenden Parthie zeigt gewöhnlich an der Aussenseite eine Vorwölbung, während die innere Seite mehr oder weniger flach aussieht (Taf. XXVII Fig. 6*a*). Mit der gewölbten Aussenseite befestigt sich die Zelle meistentheils an Muskelfasern und an die Seitenfelder mit Ausläufern.

Die Zelle treibt an ihrer Oberfläche Ausläufer in Zwei- oder Mehrzahl, welche oft eine verhältnissmässig grosse Länge erreichen, so dass die Länge der Zellen sammt den Ausläufern 0,1—0,15 mm erreicht. Die Ausläufer können sich verzweigen (Taf. XXVII Fig. 4*c*) und auch manchmal mit einander anastomosiren. In den meisten Fällen bemerken wir an den Ausläufern abgerundete Ausbuchtungen des Zellenprotoplasmas, die eine grosse Aehnlichkeit mit den Endorganen der Ascariden aufweisen. Diese Endorgane erreichen manchmal bis 0,005 mm im Diameter, meistentheils aber sind sie bedeutend kleiner. Sie zeigen nie in ihrem Körper sich intensiv von manchen Farbstoffen färbende runde Gebilde, ähnlich denen, welchen wir in den Endorganen von A. megalocephala begegnet sind.

Ausser den geschilderten phagocytären Organen konnte ich in dem Leibeshöhlenraum von Str. paradoxus die Anwesenheit keiner anderen Zellen feststellen.

Eustrongylus gigas Rud.

Indem wir ein Exemplar von Eustr. gigas von der Bauchseite öffnen und die Geschlechtsorgane und den Darm entfernen,

sehen wir auf der Dorsalseite eine grosse Menge von Zellen, die in zwei Längsstreifen an der Körperwand sich befinden. Diese Zellen sind sehr schwer unterscheidbar, weil sie sowohl durch ihre Farbe, wie auch durch ihre Form den erweiterten Parthien der Muskelzellen sehr ähnlich erscheinen. Das kommt dann vor, wenn die Zellen ungefärbt sind. Manchmal sind die Zellen dunkelbraun verschieden nuancirt, gefärbt. Dann treten sie auf dem hellen Grund der Muskelzellen deutlich hervor (Taf. XXVIII Fig. 1 *a*).

Diese Zellen haben eine mannigfaltige Form; oft sind sie elliptisch, manchmal rundlich oder besitzen sehr unregelmässige Contouren mit wenig scharf ausgesprochenen Ein- und Ausbuchtungen (Taf. XXVIII Fig. 2 und 3*a*). Bei Weibchen erreichen diese Zellen im grössten Diameter eine Länge von ca. 1 mm.

Die Kerne der in Rede stehenden Zellen haben meistentheils eine unregelmässige Form. Sie sind in der einen Axe langgezogen (Taf. XXVIII Fig. 2 und 3*b*), und oft treten auf der Oberfläche Ausläufer auf, die in den grösseren Zellen, bei den Weibchen, eine bedeutende Länge erreichen (Taf. XXVIII Fig. 4*b*). Die Länge des Kernes sammt den Ausläufern beträgt bis 0,2 mm. Das Zellenprotoplasma erscheint grobkörnig, nur in seltenen Fällen kann man an Schnitten eine kleine Anzahl von Vacuolen, die mit einer feinkörnigen Masse ausgefüllt sind, bemerken. Auf der Oberfläche dieser Zellen befindet sich eine durchsichtige homogene Schicht, die auf der Oberfläche kleine Ausläufer bildet, die oft in Fasern übergehen (Taf. XXVIII Fig. 2 und 3*c*). Es kommt auch vor, dass diese Schicht structurlose Lamellen bildet.

Die grösste Anzahl der Zellen haftet an zwei äusserst dünnen Membranen (Mesenterien von Leuckart)[1], die den Seiten der Dorsallinie, längs im Körper, von der Körperwand bis zur Darmwand sich erstrecken (Taf. XXVIII Fig. 5*d* und d_1). Die genannten Gebilde heften sich an die der Mittellinie des Körpers zugekehrten Fläche der Membran (Taf. XXVIII Fig. 5*a*) und zwar in verschiedenen Abständen von einander, indem sie oft auch gruppenweise zu je 3—8 Zellen auftreten (Taf. XXVIII Fig. 4). Die Anheftung geschieht entweder unmittelbar durch die Zellenoberfläche (Taf. XXVIII Fig. 5*a*) oder mit Hülfe der erwähnten Ausläufer oder Lamellen. Auf diese Weise erfolgt nicht selten die Ver-

1) R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten Bd. II. 1876. p. 365.

bindung der Zellen mit anderen solchen Zellen oder mit der Körperwand (Taf. XXVIII Fig. 5 c_1 und a_1).

Ich stelle hier nur die Vermuthung auf, dass wir in diesem Falle mit phagocytären Organen derselben Art zu thun haben, wie wir sie bei allen untersuchten und oben beschriebenen Nematoden gesehen haben. Die Injectionen mit Karmin und Tusche gaben wegen unzureichenden Materials unsichere Resultate.

Oxyuris curvula Rud.

Ueber das Vorkommen der büschelförmigen Organe bei den Vertretern der Gattung Oxyuris besitzen wir keine Nachrichten. Ursprünglich war ich der Meinung, dass den büschelförmigen Organen bei Oxyuris die Spitzen der Vorderenden der Excretionsorgane entsprechen. Diese Spitzen besitzen Kerne und können, nach Beobachtungen über Oxyurus flagellum Ehrb., als besondere Zellen betrachtet werden[1]). In diesen Zellen fand ich fremde Einschlüsse und vermuthete, dass sie phagocytäre Eigenschaften besitzen, doch waren meine Untersuchungen an conservirtem Material vorgenommen.

Die von mir ausgesprochene Vermuthung hat sich aber nicht bewährt, weil die Experimente, die ich mit Oxyuris curvula unternahm, gezeigt haben, dass wir mit Gebilden anderer Art zu thun haben[2]). Nach Injection von Carmin und Tusche in die Leibeshöhle der lebenden Oxyurus curvula nahmen die Spitzen der Vorderenden des Excretionsorganes das Pulver nicht auf.

Vor kurzer Zeit erschien ein Artikel von Hermann Ehlers unter dem Titel „Zur Kenntniss der Anatomie und Biologie von Oxyuris curvula Rud.“ [3]), worin er zwei Paar von Zellen beschreibt, die er, wenigstens das hintere Paar für büschelförmige Körper (Excretionszellen) hält. „Diese Körper, sagt er, welche bei Ascaris, Leucanocephalus, Strongylus und einigen Oxyuris-Arten“ beobachtet sind, glaube ich bei unseren Nematoden eben-

1) N. Nassonow, Sur les organes du système excreteur des Ascarides et des Oxyurides. Zool. Anz. 1857. No. 533.

2) N. Nassonow, Zur Anatomie und Biologie der Nematoden. I. Oxyuris flagellum Ehrb. Arbeiten aus d. Zool. Cabinet d. K. Universität Warschau im Jahre 1897. 1898. p. 20 (russ.).

3) Archiv f. Naturgeschichte. 1899. 1. Heft.

falls gefunden zu haben. Dieselben bestehen in zwei Paaren von Zellen, welche beide im Vorderende sich vorfinden, und zwar liegt das vordere Paar in dem inneren granulirten Theil der Seitenfelder an. Die vorderen beiden Zellen, von denen ich nicht bestimmt zu behaupten vermag, dass sie mit den von den genannten Autoren bei anderen Nematoden gefundenen Excretions-Gebilden identisch sind, heben sich auf 3 bis 5 Schnitten hindurch deutlich durch ihre dunklere Schattirung von dem übrigen inneren granulirten Theil der Seitenfelder ab. Jedes der beiden Gebilde ist mit einem grossen Kern mit Kernkörperchen versehen und sendet Fortsätze aus, welche jedoch nicht aus den Seitenfeldern heraustreten. Die hinteren beiden Zellen sind ohne Zweifel mit den von den Autoren beschriebenen Gebilden identisch. Jede dieser Zellen liegt wie ein Anhangskörper dem inneren Theil der Seitenfelder an, zwischen Seitenfeld und Oesophagus. In unmittelbarer Nähe der Sammelgefässe geht jedes dieser Gebilde aus dem inneren granulirten Theile der Seitenfelder hervor und ragt in ziemlicher Mächtigkeit in die Leibeshöhle hinein . . . . . . Deutlich kann man erkennen, wie von den Seiten der Zellen Fortsätze ausgehen, welche theils an den Oesophagus, theils an die Leibesmuskulatur herantreten. In jeder der beiden Zellen liegen zwei kleine Kerne mit Kernkörperchen."

Was das vordere Paar der von H. Ehlers gefundenen Zellen betrifft, so sind von ihm unter dieser Benennung zwei vordere Kerne der Wand des Seitengefässes (des Excretionsorgans) beschrieben worden, sammt dem sie umgebenden körnigen und sich färbenden Protoplasma, das ringsum Stränge, die sich nach allen Seiten richten, bildet (Taf. XXVII Fig. 7 *a*). Bei O. curvula fand ich bis vier solcher Kerne in den Wänden des Excretionsorgans[1]), sie können auf keine Weise als Kerne der büschelförmigen Organe aufgefasst werden. Alles, was H. Ehlers für einen vorgewulsteten inneren Theil der Seitenfelder hält, stellt nur die Wände des Gefässes vor (Taf. XXVII Fig. 7 *e*). Diese Wände werden sowohl an der Oberfläche, welche der Leibeshöhle zugekehrt ist, wie an der inneren, das Lumen des Canales umgebenden, von einer feinen structurlosen Membran austapezirt (Taf. XXVII Fig. 7 *b*). Jene Fasern und protoplasmatischen Stränge, denen man oft in den

1) N. Nassonow: Zur Anatomie und Biologie etc.

Wänden der Seitengefässe der Nematoden begegnet, fasst H. Ehlers als Canäle auf, obgleich er gesteht, dass er eine volle Ueberzeugung darüber nicht gewinnen konnte.

Was H. Ehlers als Aussentheil der Seitenfelder benannt hat, sind eben die Seitenfelder selbst (Taf. XXVII Fig. 7 *c*). Letztere bestehen aus einer gleichmässigen Plasmaschicht mit Kernen, die regelmässig unter der ganzen Cuticula angeordnet sind (Taf. XXVII Fig. 8 *a*).

Als das zweite Zellenpaar fasst H. Ehlers allem Anscheine nach einen einfachen Fortsatz der Wand des Seitengefässes sammt chromatophilen Körnern, die er für Kerne hält und die oft in den Wänden der Seitengefässe der Nematoden beschrieben worden sind, auf. Jedenfalls darf man sie nicht als büschelförmige Organe ansehen; man soll vielmehr, wie mir scheint, annehmen, dass die büschelförmigen Organe bei O. curvula, wie bei den anderen Vertretern der Gattung Oxyuris, nicht gefunden worden sind. Ich unternahm nochmals das Studium dieser Körperregion bei O. curvula, die die von H. Ehlers geschilderten büschelförmigen Organe angeblich enthält, konnte aber nichts finden, was jenen Organen entspräche. Bei O. flagellum begegnete ich in der Leibeshöhle nur freien amöboiden Zellen, die ich als Leukocyten auffasse[1]).

Alle von mir bei A. osculata und ferox, Strongylus paradoxus und Sclerostomum armatum geschilderten Gebilde erscheinen unzweifelhaft als einzellige Gebilde, die dabei den phagocytären Organen von A. megalocephala und lumbricoides ähnlich sind. Der Umstand, dass jene Gebilde einzellig sind, wirft ein gewisses Licht auf die morphologische Bedeutung der Endorgane. In den Endorganen von A. megalocephala und lumbricoides kommt ein rundes Gebilde, einem Kern ähnlich, vor. In einer meiner vorläufigen Mittheilungen[2]) wies ich sowohl auf jene Eigenschaften obiger runder Gebilde hin, nach denen man sie für Kerne halten kann, als auch auf andere Eigenschaften, die sich der Annahme dieser Meinung entgegensetzen. Was mich persönlich betrifft,

1) N. Nassonow, Zur Anatomie u. Biologie etc. p. 20, Taf. I Fig. 11 b_1.

2) N. Nassonow, Sur „les organes terminaux“.

war ich geneigt, jene Gebilde als Kerne, und die Endorgane, die phagocytäre Eigenschaften besitzen, als Phagocyten aufzufassen. Zu gleicher Zeit aber hielt ich die Frage von der morphologischen Bedeutung der Endorgane für offen[1]), bis ihre Entwickelung bekannt wird. Jägerskiöld, der vor kurzem die phagocytären Organe der Ascariden studirte, lässt auch die Frage von der morphologischen Bedeutung der Endorgane unentschieden. Bei der Untersuchung der Endorgane bei den obengenannten Nematoden kam ich zur Ueberzeugung, dass sich in ihrem Inneren keine Kerne befinden und dass man vielmehr Uebergänge zwischen einfachen Prominenzen eines Theiles der Oberfläche des Zellprotoplasmas und den typischen Endorganen vor sich hat. Es scheint mir, dass alles oben Gesagte gewissermaassen darauf hinweist, dass die Endorgane bei A. lumbricoides und megalocephala die Bedeutung von einzelnen Zellen nicht besitzen. In der Leibeshöhle der Nematoden (Ascaris und Oxyuris) fand ich freie Zellen mit Kern, die ich als Leucocyten auffasse. Jägerskiöld behauptet, dass „vollkommen freie Endorgane“ bei Ascaris clavata eine gar nicht seltene Erscheinung sind, und dass sie bei A. decipiens vollkommen frei in der Leibeshöhle sich befinden[2]). Was mich betrifft, fand ich nie Endorgane bei A. decipiens in der Leibeshöhle frei. Mir scheint, dass die Angaben Jägerkiöld's in dieser Hinsicht einer Bestätigung bedürfen.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXVI, XXVII u. XXVIII.

Tafel XXVI.

Ascaris osculata.

Fig. 1. Ein Männchen von der Dorsalseite geöffnet. Ein Theil der äusseren Haut ist vom Rücken entfernt worden. a — Das Excretionsorgan, b — sein Kern, c — das vordere Paar der phagocytären Organe, c_1 — das hintere Paar der phagocytären

1) N. Nassonow, Zur Anatomie und Biologie etc. p. 162.

2) L. Jägerskiöld, Ueber die büschelförmigen Organe etc. p. 791 und 793.

Organe, *d* — ihre Ausläufer, *e* — die Bauchlinie, *f* und f_1 — die Seitenfelder, *g* — der den vorderen Darmblindsack mit der äusseren Haut verbindende Strang, *h* — der vordere Darmblindsack, *i* — der Oesophagus, *k* — der hintere Darmblindsack, *l* — der Darm, $\alpha - \beta$ Linien, die die Richtung des auf der Fig. 4 abgebildeten Schnittes zeigen. Gr. ×15.

Fig. 2. Ein phagocytäres Organ des vorderen Paares. *a* — Der Körper des Organs, *b* — der Kern desselben. Gr. ×125.

Fig. 3. Die Ausläufer der phagocytären Organe mit den Verästelungen. *a* — die Endorgane, *b* — die perlschnurförmigen Verästelungen, *c* — die Faser. Gr. ×2000.

Fig. 4. Ein Querschnitt, geführt nach der Linie α—β der Fig. 1. *a* — Der vordere phagocytäre Organ, *b* — sein Kern, *c* — die Endorgane, *d* — das Excretionsorgan, *e* — sein Kanal, *f* — das Seitenfeld, *g* — der Darm, *h* — die Bauchlinie, *i* — die Muskelfasern.

Ascaris ferox.

Fig. 5. Ein Querschnitt des Seitenfeldes und des phagocytären Organs mit einem Theil der äusseren Haut. *a* und *b* — das vordere Paar der phagocytären Organe, *c* — das Seitengefäss, *d* — die das phagocytäre Organ mit dem Seitenfelde verbindende Membran, *e* — die Muskelfasern, *g* — die Seitenfelder, *f* — die Cuticula. Gr. ×160.

Fig. 6. Ein Weibchen von der Dorsalseite aufgeschnitten. *a* — Vordere phagocytäre Organe, a_1 — hintere phagocytäre Organe, *b* — der Oesophagus, *c* — der Darm, *d* — der Darmblindsack, *e* — die Genitalöffnung, e_1 — der Uterus, *f* — das rechte Seitenfeld, f_1 — das linke Seitenfeld. Gr. ×7.

Fig. 7. Das phagocytäre Organ. *a* — Seine mittlere erweiterte Partie, *b* — der Kern, *c* — die Erweiterung an seinen Enden. Gr. ×80.

Tafel XXVII.

Sclerostomum armatum.

Fig. 1. Das phagocytäre Organ. *a* — Seine Ausläufer, *b* — einzelne Ausläufer mit Endorganen, *c* — der Kern.

Fig. 2. Ein Querschnitt durch das Vorderende des Thierkörpers. *a* — der Körper des vorderen linken phagocytären Organs. *b* — Endorgane desselben, b_1 — Endorgane des vorderen rechten phagocytären Organs, *c* — Muskeln, *d* — die Bauchlinie, *e* — das Epithel des Darmes, *f* — die Excretionsorgane (die Seitengefässe), *g* — die Cuticula, g_1 — das Seitenfeld, g_2 — seine mittlere Parthie, *h* — strangförmige Körper, *i* — die innere Cuticula des Darmes.

Fig. 3. Ein Weibchen von der Dorsalseite geöffnet. *a* — Das Vorderpaar der phagocytären Organe, *b* — das mittlere Paar derselben, *c* — das hintere Paar derselben, *d* der Oesophagus, *e* — der Darm, *f* — die Ovarien. Gr. ×4.

Strongylus paradoxus.

Fig. 4. Der Theil des Seitenfeldes eines Männchens mit den zwei phagocytären Organen. *a* — Der Körper der phagocytären Zelle, *b* — ihr Kern, *c* — ihre Ausläufer, *d* — ein Kern der Seitenlinie. Gr. ×500.

Fig. 5. Ein Theil der ventralen Fläche der Leibeshöhle. *a* — Phagocytäre Organe, *b* — die Seitenfelder, *c*—die Bauchlinie. Gr. × 70.

Fig. 6. Ein Querschnitt des Seitenfeldes und der angrenzenden Organe des Männchens. *a* — Phagocytäre Organe, *b* — ihr Kern, *c* — das Seitenfeld, *d* — die Hoden. Gr. ×800.

Oxyuris curvula.

Fig. 7. Ein Querschnitt des Seitenfeldes und der angrenzenden Organe in der vorderen Körperregion. *a* — Der Kern des Excretionsorgans (Seitengefässes), *b* — das Lumen des Excretionsorgans, *c* — das Seitenfeld, *d* — seine Kerne, *e* — die Cuticula, *f* — die Muskelfasern. Gr. × 75.

Fig. 8. Dasselbe in der hinteren Körperregion. *a* — Das hintere Ende des Excretionsorgans (ohne Lumen), *b* — die Cuticula, *c* — die Matrix. Gr. ×75.

Tafel XXVIII.

Eustrongylus gigas.

Fig. 1. Ein Theil der dorsalen Oberfläche der Leibeshöhle. *a* — Leibeshöhlenzellen.

Fig. 2 und 3. Leibeshöhlenzellen aus einem Männchen. *a* — Der Körper der Zelle, *b* — der Kern, *c* — Faser, *d* — die Membran. Gr. ×50.

Fig. 4. Eine Gruppe von Leibeshöhlenzellen eines Weibchens auf der Membran, die den Darm mit der Körperwand vereinigen, liegend. *a* — Der Zellenkörper, *b* — der Kern, *d* — die Membran. Gr. ×50.

Fig. 5. Ein Querschnitt des dorsalen Theiles des Körpers eines Weibchens. *a* und a_1 — Leibeshöhlenzellen, *b* — der Kern, *c* — Lamelle, d_1 — die den Darm mit der Körperwand verbindende Membran, *e* — der Darm, *f* — Muskeln, *g* — dorsale Mittellinie *h* — das Ovarium, *i* — das Mesenterium, *k* — die Matrix. Gr.×35.

Ascaris decipiens.

Fig. 6. Ein Theil des phagocytären Organs. *a* — Der Zellkörper, *b* — der Kern, *c* — Endorgane, *d* — Faser, *e* — ein Theil des Excretionsorgans, *f* — ein Theil der rechten Seitenlinie. Gr. 250.

Fig. 7. Das Vorderende des phagocytären Organs eines jungen Exemplars. *a* — eine multinucleäre Zelle, *b* — ihre Ausläufer, *c* — Endorgane, *d* — Faser. Gr. × 140.

Fig. 8. Ein Querschnitt im ventralen Theiledes Körpers eines sehr jungen Weibchens. *a* — Phagocytäres Organ, *b* — der Kern des phagocytären Organs, *c* — Endorgane, *d* — Faser, *e* — Excretions-

organe, f — die Seitenlinie, *g* — ventrale Linie, *h* — Muskeln, *i* — das Darmlumen. Gr. × 100.

Fig. 9. Einzelne Zelle des phagocytären Organs. *a* — Der Zellkörper, *b* — der Kern, *c* — Endorgane, *d* — Faser. Gr. × 350.

Fig. 10. Zwei durch einen Strang verbundene Zellen des phagocytären Organs. Die Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie auf der vorigen Zeichnung. Gr. × 300.

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg i. Els.)

Ueber die Neurofibrillen in den Ganglienzellen von Wirbelthieren und ihre Beziehungen zu den Golginetzen.

Von

Albrecht Bethe.

Hierzu Tafel XXIX, XXX u. XXXI.

Im Frühjahr 1898 habe ich kurz über meine Befunde betreffs der Neurofibrillen (Primitivfibrillen) in den Ganglienzellen der Wirbelthiere (1) berichtet. Seitdem habe ich meine Untersuchungen in verschiedenen Punkten erweitert und vervolkommnet. Vor allem konnte ich die zuerst von Golgi gesehenen, später von ihm selber (2), Semi Meyer (3 b und c), Held (4), Auerbach (5) (?) und Donaggio (6) genauer beschriebenen pericellulären Netze in einer Weise differenziren und an einem so reichhaltigen Material studiren, wie wohl keiner der bisherigen Autoren. Diese Netze, welche durchaus nicht nur pericellulär vorkommen, will ich im Folgenden nach ihrem Entdecker Golginetze nennen. Sie mit dem Namen Axencylinderendnetze oder Neuritennetze zu belegen, wie dies geschehen ist, würde ich mich entschieden weigern, auch wenn ihr Zusammenhang mit Neuriten sehr wahrscheinlich gemacht wäre, denn es ist doch in jedem Fall eine Bezeichnung für morphologische Elemente zu vermeiden,

die eine functionelle Deutung einschliesst. Die Resultate dieser Untersuchungen sollen hier in den Hauptpunkten mitgetheilt werden. Eine Anzahl morphologischer Einzelheiten, die noch nicht genügend untersucht sind oder kein allgemeines Interesse verdienen, sollen dabei übergangen oder nur nebenher erwähnt werden.

Darstellungsmethode.

Die Methode, mit der die Resultate dieser Arbeit erzielt wurden, lässt sich in allen ihren Einzelheiten nicht in wenigen Worten beschreiben. Sie soll daher an dieser Stelle nur in ihren Hauptpunkten beschrieben werden. Eine genauere Beschreibung gelangt in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie“ Bd. XVII. H. 1 zum Abdruck, und ich verweise alle diejenigen, welche sich eingehender mit der Methode beschäftigen wollen, auf diese Veröffentlichung.

Vorbehandlung I.

1. 3—7 % Lösung concentrirter Salpetersäure bei 12—20° C. für 24 Stunden.
2. Alkohol 24 Stunden.
3. 1 Theil gewöhnliches Ammoniak, 3 Theile Wasser, 8 Theile Alkohol 24 Stunden.
4. Alkohol.
5. 1 Theil concentr. Salzsäure, 3 Theile Wasser, 8—12 Theile Alkohol 24 Stunden.
6. Alkohol.
7. Wasser 3—6 Stunden.
8. 4 % Lösung von Ammoniummolybdat 24 Stunden.
9. Abspülen mit Wasser.
10. Alkohol 90 % (6—12 St.), Alkohol absolut. (12—24 St.) Xylol, Paraffin.

Vorbehandlung II.

Die Blöcke werden ganz gleich behandelt, wie bei der Vorbehandlung I, nur bleibt 5 und 6 fort.

Behandlung der Schnitte.

Die Schnitte sollen 7,5—10 μ dick sein und mit Eiweissglycerin aufgeklebt werden. Die Objektträger werden bis in Wasser gebracht, abgespült und mit einer Wasserschicht von 1—1½ ccm (destillirtes Wasser!) in einen Thermostaten (55—60° C.)

gelegt. Hier differenziren sie (vor dem Färben!). Die Dauer der Einwirkung hängt von der Molybdänhaltigkeit der Schnitte und anderen Faktoren ab. 2 und 10 Minuten sind die äussersten Grenzen. Abspülen mit dest. Wasser, Auftragen einer Toluidinblaulösung von 1 : 3000 bis 1 : 1000 und Färben im selben Thermostaten 10 Minuten lang. Abspülen. Einschluss in Canadabalsam.

Differenziren sich die Schnitte zu schnell, so kann man statt mit reinem Wasser mit sehr verdünnten Lösungen von Ammoniummolybdat differenziren (1 : 5000 bis 1 : 3000), im umgekehrten Fall werden grössere Wassermengen angewandt. Bei kürzerer Differenzirung erhält man das Fibrillenbild, bei längerer Differenzirung das Golginetzbild. Bei noch längerer Differenzirung bleiben die Präparate beim Färben entweder ganz blass, oder es tritt Inversion (Nissl-Bild) ein. Je weniger Fibrillen eine Zelle enthält, desto leichter tritt an die Stelle des Fibrillenbildes das Golginetzbild. Zu beachten ist, dass nur ein Theil der nach obigen Vorschriften conservirten Blöcke gute Differenzirungen ermöglicht.

Die vorliegende Form der Methode ist nur für Wirbelthiere anwendbar.

In der Tafelerklärung ist bei jedem abgebildeten Präparat die Art und Weise der Behandlung kurz angegeben. Diese kurze Beschreibung der Methode soll dazu dienen, jene Angaben verständlich zu machen. Zur Beherrschung der Methode selbst, soweit eine solche überhaupt möglich ist, ist die Lektüre meiner ausführlichen Veröffentlichung nothwendig.

Ueber die Neurofibrillen in Ganglienzellen und Protoplasmafortsätzen.

Als ich meine vorige Arbeit über die Primitivfibrillen der Wirbelthiere herausgab, hatte ich erst einen Theil der verschiedenen Zelltypen untersucht. Jetzt habe ich fast alle Theile des Centralnervensystems und die meisten Zellgattungen durchgearbeitet. Bei vielen, besonders bei den kleinen Zellen, habe ich mich grösstentheils damit begnügt, überhaupt Neurofibrillen in ihnen zu finden. Ausser dem Centralnervensystem habe ich nur die Ganglienzellen der Spinalganglien und des Ganglion acustici herangezogen. Die Retina wurde von Herrn Dr. Embden untersucht, und es wurden hier von ihm schöne Fibrillenbilder dar-

gestellt, deren Beschreibung bald erfolgen wird. — Ueber die Ganglienzellen des Sympathicus fehlen mir Erfahrungen. Die einzigen „Ganglienzellen“, in denen mir die Darstellung von Neurofibrillen bisher ganz missglückt ist, sind die kleinen Zellen des Thalamus opticus und der Körnerschicht des Kleinhirns. Die grösseren Zellen des Thalamus und die Zellen der Körnerschicht des Kleinhirns, welche einen grossen Kern mit deutlichem Kernkörperchen, den typischen Ganglienzellkern, besitzen, enthalten unzweideutige Fibrillen. Die kleinen Zellen des Thalamus sind durch ihren Kern und das Vorhandensein färbbarer Substanz ziemlich sicher als Ganglienzellen charakterisirt, und ich hoffe, dass sich bei weiteren Versuchen — die meinigen waren nicht sehr ausgedehnt — auch in ihnen Fibrillen werden darstellen lassen. Auf die kleinen Körnerzellen des Kleinhirns habe ich grosse Mühe verwandt und nie etwas von Fibrillen in ihnen wahrgenommen. Ihr Kern zeigt nun nichts weniger als die typische Structur eines Ganglienzellkerns. Ausserdem fehlt ihnen die färbbare Substanz. Es scheint mir daher vorläufig ein Beweis dafür, dass es sich bei ihnen um Ganglienzellen handelt, wie die Golgileute, die nur auf die nichts beweisende Existenz von Fortsätzen sehen, fast allgemein annehmen, bisher nicht zu existiren.

Ueber den Verlauf der Fibrillen in den Ganglienzellen und den Protoplasmafortsätzen habe ich zu den Angaben meiner ersten Arbeit (1) nicht viel wesentliches hinzuzusetzen. Ich halte daran fest, dass in den meisten Zellarten der Wirbelthiere die Neurofibrillen keine Gitter bilden, wie dies bei Wirbellosen fast überall in eklatantester Weise der Fall ist, dass sie vielmehr meist glatt, manchmal unter einzelnen Theilungen die Zellen durchziehen. Ich halte hieran fest für alle Zellen des Rückenmarks, für die Pyramidenzellen des Grosshirns, die Zellen des motorischen Feldes und der motorischen Kerne der Medulla, für die Trapezkern- und Olivenkernzellen, für die Zellen der Kleinhirnkerne und der Molekularschicht des Kleinhirns, für die Zellen der Vierhügelregion und der „sensiblen“ Medullakerne, vor allem der Acusticuskerne. Zweifelhaft ist es mir, ob nicht in den basalen Theilen der Purkinje'schen Zellen und der Zellen des Ammonshornes, sowie in den spinalzellenähnlichen Zellen des aufsteigenden Trigeminusastes Gitter vorkommen. Sicher kommen nach meinen Beobachtungen aber Gitter in den damals noch

nicht untersuchten Spinalganglienzellen und den Zellen des Lobus electricus des Zitterrochens (Torpedo marmorata) vor.

Mir liegt es fern, hier eine Beschreibung des Fibrillenverlaufs aller beobachteten Zelltypen zu geben. Es würde dabei auf beständiges Wiederholen herauskommen, denn im Grunde ist der Verlauf überall derselbe, und die kleinen Unterschiede können nur ein untergeordnetes, morphologisches Interesse beanspruchen. Nur auf die Haupttypen, soweit an ihnen theoretisch Wichtiges zu sehen ist, soll hier eingegangen werden.

Ueber die Pyramidenzellen der Grosshirnrinde habe ich meinen früheren Angaben (1) nichts hinzuzufügen.

Von den Zellen des Ammonshorns (Cornu ammonis) gebe ich in Fig. 21 Taf. XXX eine Abbildung. In der Nähe des Kernes sind die Fibrillen stellenweise ungefärbt geblieben. Man sieht aber doch, wie an vielen Stellen Fibrillenbündel von den Spitzenfortsätzen zur Basis durchziehen und durch die Basalfortsätze die Zelle verlassen. An der Basis der Zelle *a* und *b* sieht man einzelne Fibrillen von den Bündeln, mit denen sie in die Zelle eintreten, sich abwenden und sich theilen. Dabei scheint eine Netzbildung unterhalb des Kerns stattzufinden, sicher ist mir dies aber nicht. Es kann sich auch um Verklebungen sehr dünner Centralfibrillen handeln, Verklebungen, welche man im grossen Maassstab häufig bei den Centralfibrillen der Vorderhornzellen sieht und die dann Gitter vortäuschen, wo besser conservirtes und besser differencirtes Material keine zeigen.

Ueber die Purkinje'schen Zellen habe ich nur das hinzuzufügen, dass sich bisweilen unterhalb des Kernes Andeutungen von Gitterbildung im basalen Theil der Zellen zeigen. Der grösste Theil der Fibrillen zieht sicher auch hier durch den Zellleib glatt hindurch. Was den Verlauf der Fibrillen in den Protoplasmafortsätzen anbelangt, so verweise ich auf die Beschreibung und die Abbildung meiner ersten Arbeit. Hinzuzufügen wäre vielleicht noch, dass ich einmal einen starken Zweig eines Protoplasmafortsatzes gesehen habe, der alle seine Fibrillen (etwa 20—30) in das distalgerichtete Ende des Hauptprotoplasmafortsatzes ergoss.

Unter den kleinen Zellen der Molekularschicht des Kleinhirns unterscheide ich zwei Haupttypen. Die Zellen

des einen Typus, welcher sehr häufig ist, stehen senkrecht zur Oberfläche und finden sich etwa in der Mitte der Molekularschicht (Fig. 34 auf Taf. XXX). Der andere Typus ist gleichfalls häufig. Die Zellen sind mehr langgestreckt und liegen horizontal in dem der Körnerschicht zugewandten Theil der Molekularschicht (Fig. 43 Taf. XXXI). In beiden Zellarten laufen alle Fibrillen glatt von Fortsatz zu Fortsatz durch die Zellen durch. In den Protoplasmafortsätzen legen sie sich meist so dicht aneinander, dass sie nicht von einander optisch zu trennen sind.

Die Zellen des Nucleus dentatus zeigen für ihre Grösse einen verhältnissmässig geringen Gehalt an Fibrillen in meist sehr einfacher Anordnung, von der ich in Fig. 10 Taf. XXIX eine Abbildung gebe. Wie überall, variirt der Verlauf der Fibrillen bedeutend nach der Zahl der Protoplasmafortsätze und der Art, wie sie von der Zelle abgehen. Entsprechend dem geringen Gehalt an Fibrillen verschwindet bei diesen Zellen sehr leicht das Fibrillenbild zu Gunsten des Golgibildes.

In Fig. 36 Taf. XXXI sind einige Zellen der Substantia gelatinosa des Rückenmarks abgebildet. In den grösseren Zellen dieser Gegend (b u. b_1) sind einzelne Fibrillen nicht allzuschwer darzustellen. Ich beobachtete hier bisweilen Theilungen der eintretenden Fibrillen, wie die Zelle b zeigt, aber nie Gitterbildung. Sehr selten gelingt es aber, in den kleinsten Zellen dieser Gegend Fibrillen darzustellen (a, a_1 und a_2). Da der Kern beinahe die ganze Breite der Zellen einnimmt, so konnte bisher eine totale Färbung der Fibrillen nicht erreicht werden. Sie hören immer in der Nähe des Kerns auf gefärbt zu sein (a und a_1). Ich lege Werth darauf, dass auch in diesen Zellen, wenigstens in den Fortsätzen, Fibrillen darstellbar sind, weil in ihnen die primärfärbbare Substanz niemals in körniger Anordnung anzutreffen ist, sondern nur einen diffusen blassen Hauch darstellt. Auch mit dem unvollkommensten Nachweis von Fibrillen in diesen Zellen entgehe ich dem Einwurf, der mir gemacht worden ist, dass wir es in den Fibrillen nur mit einer von der Norm abweichenden Anordnung der Körner der primärfärbbaren Substanz zu thun hätten. Dieser an sich gesuchte Einwand wird ja auch schon dadurch widerlegt, dass in den Zellen mit wirklichen Nisslschollen also z. B. den Vorderhornzellen an gleich vorbehandelten Schnitten, willkürlich das Fibrillenbild oder das Nisslbild hervorgerufen, ja

beides gleichzeitig gezeigt werden kann. (Vergleiche z. B. Fig. 11 Taf. XXIX und Fig. 37 Taf. XXXI; siehe ausserdem Fig. 14 Taf. XXIX.)

Bei den grossen multipolaren Ganglienzellen, das sind vor allem die Vorderhornzellen, die Zellen des „motorischen" Feldes und der „motorischen" Kerne der Medulla und die grossen Hinterhornzellen, halte ich an der Unterscheidung von Peripheriefibrillen, welche zu Bündeln geordnet auf ziemlich direkten Wegen dicht an der Oberfläche die Zellen durchziehen, und von Centralfibrillen, die einzeln auf sehr geschlängelten Wegen die centralen Theile der Zellen durchsetzen und sich in immer neuen Combinationen zu kurzen Bündeln zusammenordnen, fest. Ein irgendwie prinzipieller Unterschied besteht zwischen beiden Arten nicht, was ich auch nie mit dieser Unterscheidung habe ausdrücken wollen. Sehr langgestreckte und in der Hauptsache bipolare Vorderhornzellen enthalten fast nur zu dicken, langen Bündeln angeordnete Fibrillen und entbehren fast ganz der vielfach gewundenen typischen Centralfibrillen. Solche Zellen zeigen im Nisslbild fast nur grosse, langgestreckte Nisslschollen und wenige oder gar keine kleinen und rundlichen. Diesem Typus gehört z. B. die in Fig. 1 abgebildete Zelle an. Eine Uebergangsstufe bildet die in Fig. 5 abgebildete Zelle, deren Hauptprotoplasmafortsätze zwar an den Enden der Längsaxe der Zelle abgehen, die aber doch auch seitlich abgehende Protoplasmafortsätze hat (den in der Figur mit abgebildetem Fortsatz *e* und kleinere nach unten und oben gehende). Hier sieht man auch im Centrum lang durchgehende Fibrillenbahnen und daneben kürzere Bündel aus Centralfibrillen. Schliesslich verweise ich als Typus der Centralfibrillen-Zelle auf die Fig. 25 Taf. XXX. Alle Typen und Uebergänge finden sich im selben Kern neben einander.

Fig. 1 und 5 zeigen den Abgang des Axenfortsatzes. Am Ursprungskegel sind die Fibrillen gleichmässig vertheilt. Räume, in denen hier Nisslschollen liegen könnten, bleiben nicht frei; es mag daher der Mangel an solchen Schollen am Ursprungskegel durch dies Verhalten der Fibrillen erklärt werden können. Nur eine bescheidene Anzahl von Fibrillen nimmt an der Bildung der Axencylinder Theil; bei weitem die meisten verbinden die Protoplasmafortsätze untereinander. In Fig. 1 ist auch der Ein-

tritt des Axencylinders in die Markscheide zu sehen. Ob die in den Präparaten (auch im Grosshirn) typische Verdünnung des Axenfortsatzes bald nach dem Abgang von der Zelle und das spätere Wiederdickerwerden Resultat einer postmortalen Veränderung ist, oder wenigstens z. Th. einer Verjüngung unter natürlichen Verhältnissen entspricht, kann ich nicht beurtheilen. — Fig. 11 und 16 stellen den Fibrillenverlauf in zwei Protoplasmafortsätzen dar. Nähere Erläuterungen enthält die Figurenerklärung. Hier mag nur noch besonders auf die starken Fibrillenbündel aufmerksam gemacht werden, welche die Zweige des Hauptstammes unter einander verbinden, Fibrillen, die also den Körper der Ganglienzelle überhaupt nicht passiren.

Eine genaue Untersuchung des Verlaufs der Primitivfibrillen in den Spinalganglienzellen habe ich nicht unternommen. Er scheint sehr complicirt zu sein; darin stimmen auch alle bisherigen Autoren (Flemming, Lugaro, Cox, Bühler, Mann, Holmgren) überein. Da alle diese Autoren keine Reindarstellung der Neurofibrillen vor sich hatten, bilde ich in Fig. 20 (Taf. XXX) einen Durchschnitt durch eine Spinalganglienzelle ab. Wir sehen hier wieder ein deutliches Negativ des Nisslbildes vor uns. Einige der genannten Autoren behaupten, dass die Fibrillen sich unter einander netzartig verbinden, andere leugnen dies. In wie weit es die ersteren Autoren wirklich mit Primitivfibrillen zu thun gehabt haben, lasse ich dahingestellt.

In der That mag ein Theil der Neurofibrillen die Zellen glatt durchziehen; das ist möglich, aber jedenfalls sehr schwer oder gar nicht festzustellen, denn man wird schwerlich eine einzelne Fibrille bei der Complicirtheit der Bahnen vom Axencylinder bis wieder zurück in den Axencylinder verfolgen können und nur dann den Schluss ziehen dürfen, dass dies vorkommt, wenn überhaupt keine Gitterbildung vorkommt. Es scheint mir aber sicher, dass in den Spinalganglienzellen reichliche Gitterbildungen vorhanden sind. Ich habe versucht in Fig. 40 dies darzustellen. An Verklebungen ist hier nicht gut zu denken wegen der gleichmässigen Dicke, welche die in einen Punkt zusammenstossenden drei Fibrillen immer besitzen. Um Fibrillennetze und nicht um Protoplasmagerinsel handelt es sich aus dem Grunde, weil man direkt Fibrillen der dicken Bündel in die Gitter übergehen sieht.

Sehr schöne Gitter habe ich ferner, wie schon erwähnt, in

den Zellen des Lobus electricus von Torpedo marmorata gefunden. Fig. 13 zeigt einen ziemlich peripheren Schnitt einer dieser ausserordentlich grossen Zellen. Die Zellen haben einen rundlichen Körper und sehr viele Fortsätze. Diese Fortsätze sind immer durch peripher gelegene, sehr starke Fibrillenbündel mit einander verbunden. Derartige Bündel kommen in der Figur vielfach zur Ansicht. Bei ganz peripheren Schnitten sieht man nur solche durchziehenden Fibrillenbündel. Aus den Bündeln lösen sich nur einzelne Fibrillen los, um in den mittleren Raum der Zellen einzubiegen, der von starken Bahnen ganz frei ist. Hier theilen sie sich und verbinden sich unter einander zu einem ziemlich weitmaschigen polygonalen Gitter oder Netz.

(Was die einen Gitter nennen, nennen andere Netz. Es soll mit beiden Worten bezeichnet werden, dass es sich um ein wirkliches Anastomosiren, um vollständige Verschmelzung der an einander stossenden Theile handelt. Einen Streit anzufangen, welches Wort besser ist, halte ich für müssig, weil unsre Technik mit beiden Worten Gebilde des täglichen Lebens bezeichnet, die nicht die Eigenschaften besitzen, welche wir ihnen in der Histologie unterlegen. Höchstens in zusammengeschweisten Eisengittern liegt ein ähnliches Gebilde vor, wie es uns vorschwebt.)

Die Knotenpunkte sind meist etwas verdickt, erscheinen wenigstens so. In der Regel stossen nur 3 Fibrillen in einem Punkt zusammen; nur diese Stellen sind für Netz- oder Gitterbildung beweisend, wie Apáthy mit Recht betont. Das Gitter ist ziemlich gleichmässig und dreidimensional. Punkte, in denen ein Gitterbalken nach oben oder unten abgeht, sind durch dunklere Verdickungen angedeutet. In dieser Weise treten sie auch im Präparat hervor. Die Maschen des Gitters erscheinen in den Präparaten mit ziemlich dunkel färbbaren Körnchen ausgefüllt. Wo diese herstammen, ob sie natürliche oder künstliche Granula sind, weiss ich nicht. Sie sind nur im unteren Theil der Figur eingezeichnet.

Die Golginetze.

Am klarsten sind die Golginetze an solchen Präparaten zu sehen, wo ausser ihnen nur noch die Kerne gefärbt sind. Solche Präparate, die über das Stadium des Fibrillenbildes und der Axencylinderdarstellung hinausdifferencirt sind, kann man beim Nucleus dentatus, dem Olivenkernen und dem Ammonshorn oft

ohne Schwierigkeiten erhalten. Sie gehören zu den leichtesten Präparaten, die mit der neuen Methode herzustellen sind. Bei den meisten anderen Objekten ist eine isolirte Darstellung der Golginetze mit grösseren Schwierigkeiten verbunden; sie gelingt aber fast überall. Allerdings muss man sich dabei oft der gütigen Hand des Zufalls überlassen.

Häufig kommt gleichzeitig mit den Golginetzen eine andere netzartige Structur zur Darstellung, die mir anfangs viel Schwierigkeiten bereitet hat, da ich sie noch nicht von den Golginetzen zu differenciren und an den minder differencirten Präparaten in ihrer Struktur von diesen zu unterscheiden gelernt hatte. Diese andern Netze durchsetzen die ganze graue und weisse Substanz von Gehirn und Rückenmark. Einmal gelingt es nun in vielen Fällen die Golginetze allein darzustellen, wenn man die Differencirung richtig abpasst, andererseits beide gleichzeitig — und das ist beweisender für ihre verschiedene Natur — so darzustellen, dass sie kaum mit einander zu verwechseln sind. Ich verschweige nicht, dass in mässig differencirten Präparaten die strikte Unterscheidung schwierig, ja stellenweise unmöglich ist, so dass man aus diesen Präparaten allein nicht angeben kann, welche Theile dieser, welche jener Structur zuzurechnen sind.

In dem Präparat des Nucleus dentatus, dem die Zelle Fig. 7 (Taf. XXIX) entnommen ist, war nur das Golginetz zur Darstellung gekommen. Man sieht hier ein ziemlich grobmaschiges, gegen den ungefärbten Zellkörper und die Umgebung scharf abgesetztes Netzwerk. (Isolirt gefärbt ist ferner das Golginetz in Fig. 12 aus dem Rückenmark, Fig. 28 (Tafel XXX) aus dem Olivenkern, Fig. 35 (Tafel XXXI) aus dem Ammonshorn und einigen anderen.) In Figur 3 (Vorderhornzelle vom Kaninchen) und Fig. 41 (Tafel XXXI) (Olivenkern) ist gleichzeitig das Golginetz und die andere netzartige Struktur zu sehen. Ich will diese andere Struktur als F ü l l n e t z bezeichnen. Man sieht in diesen beiden Figuren, dass das Füllnetz weniger scharf contourirt und heller ist als das Golginetz, dass die Maschen grösser sind, ihre Form eine andere ist und die Maschenbalken statt des gleichmässig homogenen Aussehens eine unregelmässige Körnelung zeigen. Diese Unregelmässigkeit der Balken ist es vor allem, die auch in weniger gut differencirten Präparaten die Unterscheidung beider Structuren zulässt. Das Füllnetz setzt sich zwar auch zwischen den Maschen

des Golginetzes an die Oberfläche der Zellen an, geht aber nicht in das Golginetz über.

Das Golginetz ist auf die graue Substanz beschränkt, das Füllnetz geht auch auf die weisse Substanz über und füllt hier ähnlich wie die Weigert'sche Glia Spalten zwischen den Markscheiden aus, indem es die Markscheiden umspinnt (Fig. 41). — Das Golginetz geht nie auf die Markscheiden (Fig. 3 u. 9) über und tritt auch da, wo es nicht allein auf der Oberfläche der Ganglienzellen lokalisirt ist, nie mit Blutgefässen, Gliakernen und der Pia mater in Beziehungen (Fig. 39 Taf. XXXI), während dies das Füllnetz thut (Fig. 39 u. 41 Taf. XXXI).

Mit den Weigert'schen Gliafasern hat das Füllnetz direkt nichts zu thun; es besteht nicht aus verklebten derartigen Fasern, wie man aus übermolybdänirten Schnitten ersehen kann, an denen die Weigert'schen Gliafibrillen (allerdings nicht schön) zu Tage treten. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, dass das Füllnetz ein Gerinnungsprodukt ist, ich will aber nichts bestimmtes darüber aussagen. Bei den Golginetzen dagegen scheint es mir ganz ausgeschlossen zu sein, dass wir es mit Kunstprodukten zu thun haben.

An den Zellen des gleichen Typus sind die Golginetze in Form und Grösse der Maschen sehr gleichartig; bei verschiedenen Zellarten sind sie aber (z. Th. wenigstens) so verschieden, dass man oft allein aus der Form des Netzes bestimmt angeben kann, was für eine Zelle man vor sich hat. Ich lege hierauf einen besonderen Werth. (Man vergleiche Fig. 3 [Vorderhornzelle] u. Fig. 7 [Nucleus dentatus], die bei gleicher Vergrösserung gezeichnet sind; ebenso Fig. 27 resp. 28 [Olivenkernzellen] mit Fig. 31 [Vorderhornzelle] und Fig. 35 [Ammonshorn], welche gleichfalls bei gleicher Vergrösserung gezeichnet sind.)

Auf diese Unterschiede hat auch Semi Meyer (3c) aufmerksam gemacht, aus seinen Figuren gehen sie allerdings nur sehr theilweise hervor. (Mir scheinen seine Abbildungen mehr aus dem Gedächtniss, als mit dem Zeichenapparat entworfen zu sein. Es geht dies bei einigen mit Sicherheit daraus hervor, dass er gleichzeitig Dinge zur Darstellung bringt, die unmöglich bei einer Einstelllung zu sehen sein können, ohne dass er dabei von einer Veränderung der Einstellung und nachträglicher Eintragung von Details in die mit dem Zeichenapparat entworfene Zeichnung in

der Tafelerklärung spricht, wie man das verlangen dürfte. Auch das spricht nicht sehr für die Correctheit der Abbildungen, dass sie nach den Originalen vergrössert sind, dabei aber Details enthalten, die schon bei der abgebildeten Vergrösserung nur von einem geübten Zeichner mit dem Zeichenapparat entworfen werden können. Wenn man seine von sehr geringer Technik zeugenden Abbildungen sieht, muthet es einen sonderbar an, dass er im Text behauptet, die Apáthy'sche Arbeit enthalte Dinge, „die einfach allen Gesetzen des mikroskopischen Sehens Hohn sprechen." Ich glaube, es giebt in Deutschland kaum einen Mikroskopiker, der nicht in Bezug auf Darstellungstechnik und die Art und Weise, wie man Präparate zu beleuchten und zu beobachten hat, manches von Apáthy lernen könnte, und ich bin der Ueberzeugung, dass dies in ganz besonderem Maasse für Meyer zutrifft. Ueber fremde Präparate und vor allem über die alles andere übertreffenden Präparate Apáthy's sollte man kein Urtheil abgeben, ohne sie gesehen oder sich selbst welche beschafft zu haben. [Mir scheint dies nur dann erlaubt, wenn bereits die publicirten Abbildungen der Präparate zu Zweifeln Anlass geben. Das ist hier aber absolut nicht der Fall, denn die Abbildungen Apáthy's tragen für jeden erfahrenen Zeichner den Stempel grösster Genauigkeit an sich.] Es soll gleich hier bemerkt werden, dass man bei einigen Präparaten Apáthy's noch ganz in den Anfängen mikroskopischer Beobachtung stehen kann, um das zu sehen, was Meyer für unmöglich hält: den directen Uebergang von Fibrillen aus einer Ganglienzelle in eine andere. Scharfe Kritik zu üben hat ja viel für sich; aber beleidigende Behauptungen aufzustellen, die lediglich dem Aerger ihren Ursprung zu verdanken scheinen, fördert die Wissenschaft in keiner Weise. Ich fühle mich berechtigt in dieser Sache Meyer gegenüber Stellung zu nehmen, denn ich bin ja wohl in erster Linie gemeint, wenn er davon spricht, dass den Apáthy'schen Angaben „eine Bedeutung beigelegt worden ist, die sie unzweifelhaft nicht verdienen".)

Die Netzmaschen sind nie regelmässig; es wechseln kleine mit grösseren ab; die meisten sind fünf- oder sechseckig; es kommen aber auch viele viereckige (besonders unter den kleinen) und einige sieben- und achteckige vor. Hierin stimme ich mit Meyer überein. In der Mitte der Netzmaschen sieht

man bisweilen (bei manchen Zellen in jeder Masche) ein grosses unregelmässiges Granulum liegen. (Fig. 7 Taf. XXIX). An den Knotenpunkten stossen meistens drei Balken zusammen. Allein diese Knotenpunkte sind für die Netznatur der fraglichen Gebilde beweisend. Knotenpunkte aus vier an einanderstossenden Balken sind seltener, aber doch relativ häufig. Auerbach legt auf diese, wie mir scheint mit wenig Recht, einen besonderen Werth.

Ob es sich bei den von Auerbach beschriebenen Gebilden um die gleichen Structuren handelt, wie ich sie hier beschrieben habe, ist für mich nicht über allem Zweifel erhaben. Möglicherweise spielen bei ihm die oben erwähnten Granulä in den Netzmaschen eine Rolle. Doch ist das nicht sehr wahrscheinlich. Genauer auf die Arbeiten Auerbach's einzugehen, halte ich für überflüssig, da mir seine Angaben weit über das hinauszugehen scheinen, wozu seine Präparate berechtigen. An den seiner letzten Arbeit (5 b) beigegebenen photographischen Aufnahmen ist so gut wie nichts von dem zu sehen, was er im Text beschreibt. Das liegt aber wohl z. Th. daran, dass solche Dinge sich zum Photographiren überhaupt schlecht eignen. Etwas mehr ist an den Präparaten selbst zu sehen, von denen mir der Autor eines zur genaueren Prüfung freundlichst überliess und einige andere persönlich demonstrirte. Es ist an ihnen einiges zu sehen; dass sie aber deutlich und gut differencirt sind, muss ich entschieden bestreiten. Die fraglichen „Endknöpfe“ sind nicht scharf tingirt und es ist viel Störendes mitgefärbt, vor allem Gliaelemente, welche die Beurtheilung, ob Axencylinder in die „Endknöpfe“ übergehen, fast unmöglich machen. So scheint es mir auch, dass Auerbach an den meisten Stellen, wo er Axencylinder in die „Knöpfe“ übergehen lässt, Axencylinder mit Gliafasern verwechselt hat. Ungefähr dasselbe, was Auerbach durch sein complicirtes und theoretisch wie praktisch wohl kaum begründetes Verfahren zur Darstellung bringt, kann man auch nach einfachen Fixirungen mit verschiedenen Hämatoxylinen (besonders mit den Molybdänsäure-[1]) und Phosphormolybdänsäure-Lacken) erreichen. Aehn-

1) Diese kann man in sehr viel einfacherer Weise als Auerbach es thut in folgender Weise darstellen: Man löst 1 gr Hämatoxylin und 0,25 gr molybdänsaures Ammonium in 100 ccm Wasser und erhitzt es unter Luftdurchströmung 24 Stunden auf 70—75° C. am Rückflusskühler. Der Lack ist dann gleich gebrauchsfähig. Die Luftdurchströmung

liche Färbungen erhält man auch bei Präparaten, die nach meiner Methode gefärbt sind, wenn die Schnitte lange in warmem Molybdän molybdänirt sind. Fig. 37 auf Tafel XXXI giebt eine Zelle aus einem solchen Präparat wieder. (Meine Ansicht über Auerbach's Präparate, dass nämlich nicht viel an ihnen zu sehen ist, theilte ich ihm in demselben Brief mit, aus dem er in seiner letzten Arbeit einige Stellen citirt. Leider hat er diese Stellen nicht auch dort wiedergegeben. Die Stellen, die er abgedruckt hat, verwendet er leider nicht ganz in dem Sinne, in dem ich es wohl gewünscht hätte — — aber es ist ja gleich, wer eine Sache zuerst gesehen hat.)

Auerbach's Angaben sind nach meiner Meinung nichts als Deutungen undeutlicher Präparate, aber nicht eine unbefangene Beschreibung derselben. Das Gleiche gilt von den Angaben Held's (4), nur dass seine Deutungen geschickter sind. Auch er trennt nicht genügend thatsächlich Beobachtetes und aus den Beobachtungen Erschlossenes. Zeichnungen pflegen ja mehr zum guten als zum schlechten hin übertrieben zu sein. Wenn man nun Held's Zeichnungen seiner Axencylinderendigungen sieht, so meint man, die Wiedergabe eines Trümmerfeldes, aber nicht eines mikroskopischen Präparates vor sich zu haben. Das kann ja auch bei der Art der Fixirung und der Dünne der Schnitte nicht Wunder nehmen. (Ich spreche hier nicht von den Golgipräparaten, die abgebildet.)

Es scheint mir kaum zweifelhaft, dass die Held'schen Neurosomenhaufen, mit denen die Ganglienzellen und Protoplasmafortsätze bedeckt sein sollen, mit den Golginetzen etwas zu thun haben, aber ich bestreite, dass sie der Ausdruck natürlicher Verhältnisse sind. Ich halte die Neurosomen auf Grund eigner Beobachtungen für Zerfallsprodukte, welche unter der Einwirkung macerirender Fixirungsmittel aus den Golginetzen sich gebildet haben. Bei ungenügend eingedrungener Fixirungsflüssigkeit sehe ich sie in einigen seltenen Fällen nämlich auch in meinen Präparten. In Fig. 6 gebe ich eine Abbildung einer solchen Stelle, welche ohne weiteres für die Richtigkeit meiner Behauptung spricht. Die „Neurosomen" in den Ganglienzellen

unter Erwärmen bewirkt eine schnelle Oxydation zu Hämatein und ist auch bei anderen Hämatoxylinen anwendbar.

und Nervenfasern scheinen mir mit diesen nichts zu thun zu haben; die gleiche Färbbarkeit beweist da gar nichts. (Dass die Held'schen Abbildungen nichts Beweisendes für den Hauptpunkt, für den Zusammenhang der Neurosomenhaufen mit Axencylindern enthalten, darauf komme ich später.) — Arnold (8) meint neuerdings wieder, dass die Primitivfibrillen sehr wohl aus Körnchen bestehen könnten; mein Einwand, sie sähen glatt aus, bedeute nichts. Ich gab bereits zu, dass sie aus Körnchen bestehen könnten, meine aber, dass diese dann so klein sind, dass wir sie auch im bestgefärbten Zustande mit den stärksten Vergrösserungen nicht sehen können. Die von Arnold abgebildeten Körnchen sind — das wiederhole ich nochmal — viel zu dick, um diese Körnchen sein zu können. Wenn man einen Faden aus Schrotkörnern formirt, so können diese Schrotkörner dadurch, dass man sie von einander isolirt, nie zu Flintenkugeln werden. Sie können aber ihre Grösse erreichen, wenn eine grosse Anzahl verschmilzt, und das bewirkt Arnold vielleicht durch das maccerirende Jodserum. Möglicher Weise haben aber Arnold's Granulä gar nichts mit den Primitivfibrillen zu thun, sonst müsste — man vergleiche z. B. meine Figur 11 mit einer seiner Figuren — ein Protoplasmafortsatz ganz mit solchen Granulä erfüllt sein und nicht nur einige spärliche Reihen enthalten. — Wenn Arnold meint, dass die regelmässige Grösse und die gleichen Abstände der Granulä dafür sprächen, dass sie in den Fibrillen vorgebildet seien, so irrt er. Ein Beispiel wird dies zeigen: Wenn der Zusammenhalt eines sehr dünnen continuirlichen Wasserstrahls einen Moment durch äussere Gewalt unterbrochen wird, so formt sich das Wasser zu Tropfen von gleicher Grösse und gleichen Abständen, ohne dass sie vorher in dem sehr viel dünneren continuirlichen Strahl vorgebildet waren. Man kann dies Experiment wenn man es noch nie gesehen, leicht an jedem Wasserhahn nachmachen.)

Bei den Vorderhornzellen, den Zellen des motorischen Feldes und der motorischen Kerne der Medulla, des Nucleus dentatus und der Acusticuskerne (und wohl noch bei einigen anderen Zellarten) sind die Golginetze fast ausschliesslich auf die Oberfläche der Zellen und ihrer Protoplasmafortsätze, die sie auch in den feinsten Verzweigungen um-

geben, beschränkt. An all diesen Zellen sind sie einschichtig. Bei den Zellen des Trapezkerns sind sie aber stellenweise, besonders am Zellkörper, bei denen der Olivenkerne fast überall zweischichtig, aber auch hier sind die Netze ziemlich streng an den Zelloberflächen lokalisirt. Schliesslich giebt es Gebiete im Centralnervensystem (Grosshirnrinde, Kleinhirnrinde, Substantia gelatinosa), wo sich die Golginetze diffus ausbreiten und an der Oberfläche der Zellen und der Protoplasmafortsätze nur eine etwas grössere Dichtigkeit zeigen.

Die Figur 19 (Tafel XXX) zeigt eine Trapezkernzelle mit stellenweise zweischichtigem Netz. (Ich komme später darauf zurück.) Am typischsten ist die Doppelschichtigkeit des Golginetzes bei den Zellen der Olivenkerne. Sie tritt beim Hund deutlicher hervor als beim Kaninchen, wo die Doppelschichtigkeit sich manchmal nur auf die Zellkörper beschränkt (Fig. 28 Taf. XXX), manchmal aber auch noch an dünneren Protoplasmafortsätzen deutlich ist (Fig. 41 Taf. XXXI).

Der dem Zellkörper direkt aufliegende Netzantheil besteht aus sehr kleinen Maschen mit groben Balken (Fig. 18 und 27 Taf. XXX). In einem Abstand von 2—3 Maschenweiten wird die Zelle (resp. der Protoplasmafortsatz) von einem zweiten sehr viel grossmaschigeren Netz umgeben (Fig. 18 im Querschnitt, Fig. 27 in der Flächenansicht). Beide Netze sind durch einzelne dicke, pfeilerartige Netzbalken mit einander verbunden (Fig. 18, 27, 28 u. 41). Dieses Verhalten ist ausserordentlich typisch, sodass man sofort Olivenzellen daran erkennen kann.

Wenn zwei Zellen (oder die Protoplasmafortsätze zweier Zellen) einer Gegend, in der die Golginetze streng auf die Oberfläche lokalisirt sind, sich unmittelbar berühren, so verbinden sich an den Berührungsstellen die Golginetze untereinander. Die Verbindung kann nur in einigen wenigen Netzbalken bestehen (Fig. 7 aus dem Nucleus dentatus), sie kann aber auch, wenn grössere Berührungsflächen sich bieten, recht innig sein (Fig. 28 Taf. XXX, Olivenkern). Besonders auffallend und gar nicht selten ist dies innige Verschmelzen der Golginetze dort, wo die Endaufsplitterung eines Protoplasmafortsatzes einem Zellkörper oder einem dickeren Protoplasmafortsatz aufliegt. In Fig. 31 Tafel XXX ist dies Verhalten

bei einer Vorderhornzelle vom Kalb abgebildet. Die Netzmaschen werden an den Spitzen der Protoplasmafortsätze wie überall (siehe Fig. 15 Taf. XXIX und Fig. 20 *a* Taf. XXX) langgestreckt und vereinigen sich zu einem dickeren Balken, der in das Netz der berührten Zelle unter Theilung übergeht.

In den Theilen des Centralnervensystems, wo die Zellen und ihre Fortsätze in der Regel weit auseinander liegen, gehören diese Verbindungen der Golginetze getrennter Zellgebiete zu den Seltenheiten. Je dichter die Zellelemente nun aneinanderliegen, desto häufiger treten Verbindungen in Erscheinung, welche dann schliesslich in der Grosshirn- und Kleinhirnrinde und im Ammonshorn und der Substantia gelatinosa zu diffusen Golginetzen führen. Hier findet aber Verbindung der Netze auch dort statt, wo eine Berührung der Zellentheile nicht statthat (Fig. 35 und 42 Taf. XXXI).

In der Zellschicht des Ammonshorns (Fig. 35) sind die Netzmaschen grösser als dort, wo die Protoplasmafortsätze ihren grössten Reichthum an Verzweigungen zeigen (Fig. 42). Dieselbe Dichtigkeit des Golginetzes wie hier zeigt die Grosshirnrinde in ihren mittleren Parthien. Besonders nach der Oberfläche zu, wo die Protoplasmafortsätze spärlicher werden, nimmt die Maschengrösse unter Verdickung der Netzbalken schnell zu (Fig. 39 Taf. XXXI). Dasselbe ist auch im Ammonshorn und der Kleinhirnrinde zu beobachten und ist entschieden für die Deutung der Gebilde von Werth.

Diesen diffus ausgebreiteten Golginetzen stehen lokale Zusammenballungen gegenüber. Sie finden sich, soweit meine Untersuchungen reichen, an vier Orten: 1. Unterhalb und an dem unteren Theil der Purkinje'schen Zellen des Kleinhirns (Fig. 32 Taf. XXX und Fig. 38 Taf. XXXI); 2. in den Glomeruli olfactorii (Fig. 23 Taf. XXX); 3. zwischen den Körnerzellen des Kleinhirns in den sogenannten „Plaques“ (Fig. 26 Taf. XXX) und 4. vereinzelt im unteren Theil der Kleinhirnrinde (Fig. 30 Taf. XXX). Die ersten drei Orte zeichnen sich nach Held durch besonderen Reichthum an Neurosomen aus, was ja nicht zu verwundern ist, wenn wirklich die Neurosomen Zerfallsprodukte der Golginetze sind.

An Spinalganglienzellen und den Zellen der aufsteigenden

Trigeminuswurzel habe ich Golginetze bisher nie nachweisen können.

Dass die hier beschriebenen Netze mit denen identisch sind, welche Golgi (2) zuerst beschrieben hat — und nach dem ich sie benamt habe — daran zweifle ich nicht. Für die Deutung, welche ihnen Golgi giebt, dass es sich nämlich um Neurokeratin-Netze handle, sehe ich aber keine Berechtigung. Alles, was ich über diese Gebilde weiss, spricht nur gegen diese Deutung. — Ebenso kann ich über die Deutung, welche ihnen Ramon y Cajal gegeben hat, hinweggehen. Es genügt, was Semi Meyer gegen dieselbe gesagt hat. Donaggio (6), der vor kurzem über derartige Netze berichtet hat, drückt sich sehr vorsichtig über ihre Natur aus, scheint sie aber, wie Cajal, für einen besonders lokalisirten Theil eines den ganzen Zellleib durchziehenden Netzes anzusehen. Vorausgesetzt, dass wirklich die Ganglienzellen in natürlichem Zustande von einem Netzwerk durchzogen werden, wie es Donaggio abbildet — ich bezweifle dies auf Grund meiner eignen Untersuchungen —, so geht ihre Verschiedenheit von den Golginetzen aus den Befunden mit meiner Methode mit Sicherheit hervor, denn es kommt bei vollster Deutlichkeit der Golginetze niemals in den Zellen eine Netzstruktur zum Vorschein. Aus der Gleichheit der Färbung geht nie die Gleichwerthigkeit der gefärbten Elemente hervor, wohl aber aus der Verschiedenheit der Färbung die Ungleichwerthigkeit.

Dass die Golginetze eine specifische, dem Zellleib fremde Struktur sind, das halte ich nach Allem für ganz bewiesen.

Nach Semi Meyer, Held und Auerbach sollen sie nun Endnetze der Axencylinder an fremden Zellen darstellen. In wie weit haben sie das bewiesen? Den Auerbach'schen Präparaten spreche ich in diesem Punkte von vornherein jede Beweiskraft ab. Nicht einmal in seinen Abbildungen ist irgend etwas Beweisendes zur Darstellung gebracht. Dass die kleinen Zipfelchen, die er in seiner ersten Publikation an jeden „Endknopf" heranzeichnet, Axencylinder sein sollen, heisst dem guten Glauben der Forscher doch zuviel Kindlichkeit zutrauen.

In der Arbeit Held's (4) machen die Abbildungen, welche Golgipräparaten entnommen sind, gewiss auf viele einen sehr bestechenden Eindruck. Auch ich würde sie für beweisend halten, wenn die Präparate nicht eben mit der Golgi'schen Methode

erhalten wären. Bei so feinen Verhältnissen, wie die vorliegenden sind, kann sie gewiss keinen Anspruch auf Beweiskraft machen. Wie leicht könnte es sich bei dem so klar erscheinenden Uebergang von Axencylindern in das pericelluläre Netz lediglich um Verklebungen handeln. Die Abbildungen von Präparaten, welche mit seiner eigenen Methode gewonnen sind, beweisen nach meiner Meinung nichts. Ich halte den Beweis dafür, dass die Neurosomen typisch für die Axencylinderendigungen sind, weder aus dem Text noch aus den Abbildungen für erbracht. Ein Hauptbeweispunkt sind ihm die Befunde am Trapezkern, aber hier liegen die Verhältnisse nach meinen eigenen Befunden so complicirt, dass bei einer so unvollkommenen Methode keine bindenden Aufschlüsse zu erwarten sind. (Gleich hier möchte ich bemerken, dass mir Held's Beweise für die Concrescenz der Axencylinder und der Zelloberfläche, die er auch hauptsächlich aus den Verhältnissen an diesem Kern ableitet, doch recht fragwürdiger Natur erscheinen und für mich nicht viel mehr als zufällige Befunde mit einer unvollkommenen Methode sind.) Die Angabe, dass die rothen Fäserchen, welche an die Neurosomenhaufen in manchen Fällen herantreten, Axencylinder sind, halte ich für eine blosse Behauptung, da sie sich — seinen Abbildungen nach — in nichts von Gliafasern unterscheiden und auch ein typischer Unterschied zwischen dünnen Protoplasmafortsätzen und dünnen Axencylindern, wohl kaum in seinen Präparaten besteht. In manchen Fällen scheint es mir sogar keinem Zweifel zu unterliegen, dass er dünne, an einem andern Protoplasmafortsatz endende Protoplasmafortsatzzweige mit Axencylindern verwechselt hat, so z. B. Fig. 2. × und Fig. 5a. ×××.

Auch die Abbildungen Semi Meyer's (3) lassen an Beweiskraft viel zu wünschen übrig. Offenbar verfügt er nur über sehr wenige Fälle, in denen ein Zusammenhang von Netz und Axencylinder einigermaassen demonstrirbar ist. In den Zeichnungen ist an der wichtigsten Stelle — der Uebergangsstelle — überall eine gewisse Unsicherheit zu bemerken. Wenn man nun bedenkt, dass die Präparate wohl in Wirklichkeit blasser sind, als sie von ihm abgebildet werden, zu welcher Annahme ich einigen Grund habe, so ist die Beweiskraft nicht sehr gross. Zudem hat der Uebergang von „Axencylindern“ in Protoplasmafortsätze an ihrer äussersten Spitze, wie es Meyer zumeist ab-

bildet, entschieden in der Deutung etwas verfängliches, wie ich später zeigen werde.

Ein bestimmtes Urtheil in dieser Frage kann nur an der Hand eines sehr ausgedehnten Materials abgegeben werden, denn es handelt sich um sehr subtile Structuren und eine Frage von so grosser Bedeutung, dass Leichtsinn nicht am Platz ist. Ich habe mich daher in einer beiläufigen Notiz im biologischen Centralblatt (9) sehr vorsichtig ausgedrückt und mich mit Vorbehalt auf den Standpunkt gestellt, den Nissl (10) nach der Durchsicht meiner Präparate kurz vorher mit Entschiedenheit vertreten hatte. Als Nissl die betreffende Arbeit schrieb, war ich ziemlich entschieden gleicher Meinung mit ihm, denn es lagen damals recht beweisende Präparate vor. Ich erhielt dann aber später andere, die mich wieder zweifeln liessen trotz der Deutlichkeit der vorherigen Präparate, und ich drückte mich infolgedessen vorsichtiger aus, als es Nissl einige Monate vorher gethan hatte und thun durfte. So liegt die Sache historisch und nicht so wie Meyer andeutet, dass nicht mal ich das glaubte, was Nissl — nach Meyer's Meinung in übertriebenem Enthusiasmus — an der Hand meiner Präparate geschrieben.

Die Inconsequenz, die mir Meyer in meinen Worten, welche sich auf die Frage der Axencylinder-Endigung beziehen, vorwirft, findet sich nur in seiner Wiedergabe, nicht in meinem Text, wie er bei genauerem Lesen wohl selber einsehen wird.

Auch jetzt bin ich noch nicht zu einem ganz sicheren Standpunkt in dieser Frage gelangt. Allerdings habe ich in meinem grossen Präparatenmaterial eine ganze Anzahl von Stellen, an denen ein Uebergehen von Axencylindern in die Golginetze sehr viel besser demonstrirbar ist, als es den Figuren nach bei den Präparaten der drei genannten Autoren der Fall ist; trotzdem halte ich sie nicht für absolut beweisend. Nur in vereinzelten Fällen sind die Golginetze und die dünneren Axencylinder gleichzeitig gefärbt (wie auch bei Meyer), und dann ist die Färbung oft nicht auf dem Höhepunkt der Deutlichkeit. So kommen von den tausenden von Zellen, an denen ich die Golginetze untersucht habe, nur einige Dutzend in Betracht. Das ist im Verhältniss zu Meyer's positiven Befunden viel, im Verhältniss zur Zahl der untersuchten Zellen aber so wenig, dass immerhin Zufälligkeiten nicht ausgeschlossen sind.

Die Zufälligkeiten könnten in zweierlei bestehen: Einmal können Verklebungen, die bei so feinen Gebilden bei keiner Fixirung und keiner Nachbehandlung auszuschliessen sind, zwischen heterogenen, ursprünglich nicht zusammengehörigen Elementen stattgefunden haben. Diese Verklebungen können dann durch besonders günstige physikalische Bedingungen bei der Färbung in ihrer Natur verdeckt werden, so dass sie als natürliche Zusammenhänge dem Auge imponiren. Grade dünne Schnitte — das betone ich im Gegensatz zu Held — geben hier zu Irrthümern besonders leicht Anlass, weil man einen verklebten Faden als endigend ansieht, von dem man in dickeren Schnitten sehen würde, dass er noch weiter zieht. Um derartige Verklebungen handelt es sich den Abbildungen nach an einer ganzen Anzahl der Zellen, die Meyer (3 b) in seiner ersten Arbeit abbildet (Fig. 1, Fig. 9 u. Fig. 20), und auch von den Held'schen Abbildungen sind mir viele darauf verdächtig. Eine andere Zufälligkeit, mit der man rechnen muss und die noch wichtiger ist, ist die, dass bisweilen Gebilde als dünne Neuriten imponiren können, die gar keine Neuriten sind.

Da es sich darum handeln soll festzustellen, ob Neuriten in das Golginetz übergehen, so muss doch darüber zunächst mal Klarheit bestehen, was im Präparat als Neurit anzusehen ist. Mir scheint, dass in dieser Hinsicht oft sehr leichtsinnig verfahren wird. Besonders von Golgileuten wird hier viel gesündigt. Bei manchen Präparaten, die ich gesehen, und den Abbildungen vieler Arbeiten habe ich mich vergeblich gefragt, mit welchem Recht der Autor die eine Faser als Neurit, die andere als Protoplasmafortsatz bezeichnet. Gewiss sind die Protoplasmafortsätze im Golgipräparat in der Regel rauh im Gegensatz zu den viel glatteren Axencylindern, aber dies Unterscheidungsmerkmal ist nicht immer stichhaltig, und es wird oft ein sehr rauher Fortsatz einer Zelle als Neurit angesehen. (Die Rauhigkeit der Protoplasmafortsätze im Golgipräparat rührt nach meiner Meinung davon her, dass das Golginetz in der Regel mit incrustirt wird. Einer theilweisen Mitincrustirung des diffuser Golginetzes verdanken auch die Spitzenbesätze der Pyramidenzellen und Purkinje'schen Zellen ihre Entstehung.)

Aber einen Neuriten muss ja jede Ganglienzelle haben; ohne dem geht's nicht. Würde die vergleichende Histologie mehr

cultivirt, man würde diese ideale Forderung nicht stellen. — Ein typischer Unterschied zwischen Neuriten und Protoplasmafortsätzen besteht in dem Mangel an primärfärbbarer (Nissl-)Substanz bei den Neuriten und im Gefüge der plasmatischen Bestandtheile. (Von beiden ist aber in den Golgipräparaten nichts zu sehen und meistentheils auch nicht in Methylenblaupräparaten, wo sich aber im allgemeinen die Axencylinder wegen des grösseren Fibrillenreichthums (?) durch Dunkelheit vor den Protoplasmafortsätzen auszeichnen.) Aber diese Unterscheidungsmerkmale sind nur an den dickeren Gebilden deutlich. Dünne Protoplasmafortsatzzweige entbehren ja der primärfärbbaren Substanz und lassen auch von der Plasmastructur kaum noch etwas erkennen. Manchmal sind Unterschiede zu sehen, manchmal aber auch nicht, und es scheint mir, dass Held auf dieses trügerische Unterscheidungsmerkmal zuviel gebaut hat.

Im Fibrillenpräparat, wo weder von der primärfärbbaren Substanz noch von der Plasmastructur etwas zu sehen ist, fallen auch die Unterschiede fort. Hier sind dicke Protoplasmafortsätze von dicken Axencylindern immer leicht an der Form, der Farbe und dem Gefüge zu unterscheiden. Die Axencylinder sind dunkler und zeigen, da sie infolge der andersgearteten Eigenschaften des Plasmas immer zusammenschnurren, nur einen undeutlich fibrillären Bau, während in den dickeren Protoplasmafortsätzen die Fibrillen immer gut von einander getrennt sind. In dünnen Protoplasmafortsätzen kommt aber gleichfalls bisweilen Verklebung der Fibrillen zu einem soliden Strang vor und dann ist die Unterscheidung schwierig, wenn es sich wie gewöhnlich nur um einen kurzen Faden handelt.

Im Golginetzbild ist die Unterscheidung häufig sehr leicht. Die Protoplasmafortsätze sind auch in den feinsten Zweigen vom Golginetz umsponnen, ein Merkmal, das sicheren Axencylindern (mit einer später zu erwähnenden Ausnahme) nie zukommt.

Der positive Befund des Golginetzes ist absolut beweisend dafür, dass man einen Protoplasmafortsatz vor sich hat, der negative dagegen nicht für die Neuritennatur eines gefärbten Fadens. Es kommt nämlich vor, dass bei dünnen Protoplasmafortsätzen Fibrillen und Golginetz zu einem Strang zusammenschnurren, der sich einheitlich d. h. ohne Differencirung des Golgi-

netzes färbt (Fig. 20 *b* Taf. XXX). Das Zusammenschnurren findet meist nur auf kurze Strecken statt; diese Stellen sehen dann aber Axencylindern sehr ähnlich und können von ihnen nur durch die Ungleichmässigkeit im Caliber (Fig. 20 *b, f*) unterschieden werden. Der abgebildete Protoplasmafortsatz geht (mit seinem nicht differencirten Netz) bei *g* in das Golginetz eines fremden Zellkörpers über (wie die Zweige des dicken Protoplasmafortsatzes in Fig. 31). Wäre er nicht in grösserer Ausdehnung im Präparat vorhanden gewesen, sondern zwischen *c* u. *f* abgeschnitten, so würde man leicht versucht sein die Stelle als einen strikten Beweis für den Uebergang von Neuriten in Golginetze anzusehen. Ein solcher Fall liegt z. B. in Fig. 33 (Taf. XXXI) bei *Pr.* vor. Andererseits: Wäre der Protoplasmafortsatz zwischen *g* u. *f* durchschnitten und fehlte ihm der kleine Seitenast zwischen *f* u. *c* und die Schnurrstelle *e* (wie ich auch genug Fälle gesehen habe), so würde ein Beweis für das Uebergehen von Neuriten in Dendriten an der äussersten Spitze vorliegen, dem man eventuell noch durch Correktur der Zeichnung nachhelfen könnte.

Solche durch unzweifelhafte Schnurrung entstandene Uebergänge von falschen Neuriten in Golginetze an der Spitze von dünnen Dendriten unterscheiden sich nun allerdings wesentlich von anderen Fällen, wie sie in Fig. 15 (Taf. XXIX) und Fig. 20 *a* (Taf. XXX) abgebildet sind. Hier finden sich die für die Enden von Protoplasmafortsätzen typischen langgestreckten und zugespitzten Endmaschen des Golginetzes, die dort fehlen.

Es stimmen diese Abbildungen ungefähr mit der einen Abbildung Meyer's überein, nur sind sie deutlicher. Dass der Endfaden in solchen Fällen immer ein Axencylinder ist, daran zu zweifeln habe ich keinen Grund, denn ich habe ihn oft weit in ganz gleichmässiger Dicke verfolgen können. Sähen solche Exemplare nun immer so aus, wie es Fig. 15 zeigt, so wäre mir dies Verhalten ein recht sicherer Beweis für den Uebergang von Neuriten in Golginetze gewesen. Fälle aber, wie einer in Fig. 20 *a* abgebildet ist, veranlassten mich zu der Skepsis, welche sich an der von Meyer gerügten Stelle meiner Arbeit im biologischen Centralblatt in den Worten ausdrückte: „Gelegentlich hat es den Anschein, als ob Axencylinderästchen direkt in dieses Netz übergingen, besonders an den Spitzen der Dendriten, aber“ u. s. w. Hier ist nämlich innerhalb der Röhre aus Golginetz, die den Proto-

plasmafortsatz umschliesst, ein Bündel zusammengeschnurrter Neurofibrillen nahezu bis in die Spitze des Dendriten zu verfolgen. Ganz an der äussersten Spitze ist es nicht mehr ganz deutlich, weil sich hier die Balken des Golginetzes, die dunkler gefärbt sind, sehr dicht an einander legen. Solche Fälle sind nicht selten. Sie lassen den Zweifel aufkommen, ob nicht vielleicht der Axencylinder statt in das Golginetz überzugehen sich direkt in jenes Fibrillenbündel des Dendriten fortsetzt und nur unvollständige — den Inhalt der Golginetzröhre undargestellt lassende — Färbungen, wie eine solche in Fig. 15 dargestellt ist und wie Meyer sie vor sich hatte, den direkten Uebergang in das Golginetz vortäuschen. Ich glaube nicht, dass diese Deutung richtig ist, denn die unvollständigen Färbungen (Fig. 15) haben entschieden etwas positiv beweisendes an sich, aber sie sind immerhin nicht ganz einwandsfrei. Jedenfalls ist es möglich, dass einige Fibrillen — 2—3 vielleicht — direkt in den Protoplasmafortsatz übergehen. Da ein solch dünner Axenfortsatz sicher mehr enthält, mindestens nach meiner Schätzung 6—8, so bliebe immer noch ein beträchtlicher Antheil für das Golginetz übrig.

Mir scheinen Fälle, in denen Axencylinder von der Seite her an das Golginetz von Protoplasmafortsätzen und Zellen herantreten, beweisender zu sein als diese. In den Figuren 4, 8 u. 12 auf Tafel XXIX, 22 und 33 auf Tafel XXX gebe ich einige solche Fälle wieder. Eine genauere Beschreibung derselben findet sich in der Figurenerklärung.

In diesen und anderen Fällen, die ich nicht abgebildet habe, ist trotz der bestehenden Deutlichkeit immerhin die Möglichkeit von Zufälligkeiten nicht ausgeschlossen. Sprächen nicht andere Verhältnisse dafür, dass die Golginetze mit den Neuritenenden etwas zu thun haben, ich würde mit meinem Urtheil noch immer sehr vorsichtig sein; so glaube ich allerdings sagen zu können, dass die Ahnung Semi Meyer's und Held's und, wenn man durchaus will, auch Auerbach's durch meine Befunde einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit erlangt. —

Die Hoffnungen, welche ich auf die Degenerationsmethode gesetzt hatte, haben bisher im Stich gelassen.

Aussicht auf Erfolg konnte sie nur an solchen Stellen haben,

wo voraussichtlich das Golginetz nur mit einer Art von Axencylindern zusammenhängt. Da giebt es nur eine sehr geringe Auswahl und am passendsten schienen mir noch die Acusticuskerne zu sein. Ich habe zu dem Zweck bei 7 Kaninchen das Ganglion acustici extirpirt — eine nicht ganz leichte Operation — und nachher die Acusticuskerne untersucht. Die Thiere zeigten aber alle so starke Störungen des Gleichgewichts und der Bewegungsfähigkeit, dass sie mit Ausnahme eines nicht fressen konnten und spätestens am vierten Tag zu Grunde gingen. Nach dieser Zeit war die Degeneration der Axencylinder aber noch nicht beendet. Nur ein Kaninchen lebte länger und wurde 7 Tage nach der Operation getötet. Es hatte aber eine Blutung in der Gegend der Acusticuskerne, so dass die starke Zerstörung der Zellen und Golginetze, die sich zeigte, eine Deutung im positiven Sinn nicht zuliess. Von weiteren Untersuchungen in dieser Richtung musste ich vor der Hand absehen. Vielleicht hat ein anderer mehr Glück.

A priori ist übrigens garnicht zu erwarten, dass die Golginetze, wenn sie mit Axencylindern zusammenhängen, mit diesen degeneriren, denn es könnten die Netze sehr wohl trophisch von den umschlossenen Ganglienzellen abhängig sein. —

Neben dem unmittelbaren optischen Eindruck, dass Axencylinder in die Golginetze direkt überzugehen scheinen, sprechen für mich hauptsächlich fünf Punkte für diesen Zusammenhang und die nervöse Natur dieser Gebilde. 1) Das Fehlen von Golginetzen, wo keine Axencylinder sich aufsplittern, vor allem in der weissen Substanz; 2) die grosse Dichtigkeit des Golginetzes an all' den Stellen, an denen sich erfahrungsgemäss zahlreiche Axencylinder aufsplittern; 3) die Möglichkeit in den Netzen Fibrillen zu differenciren, die den Primitivfibrillen der Ganglienzellen an Feinheit gleich kommen; 4) das manchmal zu beobachtende Uebergehen von Primitivfibrillen der Ganglienzellen in das umspinnende Netz, und 5) eine gewisse Proportion in der Dichtigkeit des Golginetzes und dem Fibrillenreichthum der umschlossenen Zellen.

Zu dem ersten Punkt habe ich nichts weiter zu bemerken.

Zum zweiten: Es gehört zu den sichersten Errungenschaften

der Golgi'schen Methode, dass sich Fortsätze (Neuriten) von Zellen der Molekularschicht des Kleinhirns nach der Körnerschicht zu begeben und sich unterhalb der Purkinje'schen Zellen aufsplittern. An diesen Stellen findet man ausnahmslos an guten Golginetzbildern — wie schon erwähnt — reichliche Massen von Golginetz, welche mehrschichtig die Purkinje'schen Zellen von unten her becherförmig umgeben. (Fig. 32 Taf. XXX Fig. 38 Taf. XXXI.) Auf gut gelungenen Präparaten sieht man nun recht deutlich, dass die von der Rinde her kommenden Nervenfasern (Neuriten) sich in den oberflächlichen Schichten dieser Golginetzballen verzweigen und sich direkt in dem Golginetz auflösen (Fig. 38). (Die Fig. 32 ist nicht gezeichnet um dies Verhalten zu zeigen — dazu ist die Vergrösserung zu schwach —, sondern lediglich zur Erläuterung der topographischen Verhältnisse und des Zusammenhanges dieser Golginetzballen mit dem pericellulären Golginetz der grossen Zellen der Körnerschicht [*g* u. *f*]).

Hätten wir es in den Golginetzen lediglich mit einer isolatorischen Vorrichtung zu thun, wie Golgi will, so wäre diese Einrichtung ausserhalb der Purkinje'schen Zellen garnicht zu verstehen; ihr Vorhandensein an Stellen, an denen sich reichlich Neuriten aufsplittern, spricht entschieden für ihre nervöse Natur, wenn man nicht gerade annehmen will, dass die Golginetze nicht eine isolatorische Vorrichtung für die Ganglienzellen und Dendriten, sondern für die Axencylinderenden sind, eine Annahme, die vor der Hand jedenfalls recht gezwungen wäre.

Eine andere Stelle, an der sich erfahrungsgemäss Neuriten aufsplittern, sind die „Plaques" in der Körnerschicht des Kleinhirns. Hier sind gute Golginetzbilder recht schwer zu erhalten, aber einigemal ist es mir doch gelungen. Man sieht dann (Fig. 26 Taf. XXX) dichte Ballen von Golginetz, in welche Axencylinder unter vielfacher Theilung überzugehen scheinen. (Ich sage scheinen, weil die Dichtigkeit der Netze einen sicheren Entscheid unmöglich macht.) In die Plaques sieht man auch Protoplasmafortsätze eintauchen, deren Golginetz in ihnen aufgeht. Protoplasmafortsätze sollen ja auch nach Meinung der Golgileute in den Plaques sich verzweigen, nur meine ich, dass sie nicht von gemeinen Körnerzellen her stammen, sondern von den durch einen typischen Ganglienzellkern ausgezeichneten Zellen. (Soweit

meine Untersuchungen reichen, entbehren die gemeinen Körnerzellen des Golginetzes.)

Ein dritter Ort, an dem sich nach den Erfahrungen mit der Golgi'schen Methode Axencylinder reichlich aufsplittern, sind die Glomeruli olfactorii. Hier sollen die Axencylinder der Receptionszellen der Nasenschleimhaut mit Protoplasmafortsätzen von cerebralen Zellen in Beziehung treten. An diesen Stellen zeigen sich nun im Golginetzbild ausserordentlich dichte Ballen von Golginetz und in diesen sich verzweigende Axencylinder und mit Golginetz umsponnene Protoplasmafortsätze. (Siehe Fig. 23.)

Schliesslich habe ich noch einigemale (Fig. 30 Taf. XXX) derartige innige lokale Beziehungen zwischen Protoplasmafortsätzen (*a, b, c, d, e*) und Axencylinder (1 u. 2) in den unteren Schichten der Molekularschicht des Kleinhirns gefunden.

Zum dritten Punkt habe ich zu bemerken, dass es manchmal — durch Zufall — gelingt, innerhalb der Balken des Golginetzes, die ja erheblich dicker als Neurofibrillen sind, Fibrillen zu differenciren, die etwa die gleiche Dicke haben wie jene (Fig. 2 Taf. XXIX). Diese Fibrillen bilden innerhalb der Balken ein Netz, das mit dem Balkennetz ungefähr übereinstimmt.

In noch selteneren Fällen findet man dies Fibrillennetz allein dargestellt. Es ist dann sehr schwer zu sehen, weil es nur in Stadien auftritt, in denen auch die Fibrillen der umschlossenen Zellen auf der Höhe der Deutlichkeit sind.

Als vierten Punkt habe ich erwähnt, dass Neurofibrillen zu beobachten sind, die aus der umschlossenen Ganglienzelle in das Netz gehen — oder vom Netz in die umschlossene Ganglienzelle, wie man mit gleichem Recht sagen kann. — Hier möchte ich zunächst einen Befund erwähnen, den man sehr viel häufiger machen kann und der mir mit der oben erwähnten Thatsache in causalem Zusammenhang zu stehen scheint, dass nämlich im reinen Fibrillenbild bisweilen im Zellkörper wie in Protoplasmafortsätzen isolirt laufende Neurofibrillen sichtbar sind, die grade auf die Oberfläche zu laufen und hier ganz unvermittelt enden (Fig. 16 Taf. XXIX). Diese Fibrillen meine ich, gehen an der Oberfläche der Zelle resp. des Dendriten in das dort lokalisirte Golginetz

über. Man sieht nämlich an anderen Präparaten, in denen gleichzeitig Neurofibrillen und Golginetze zur Darstellung gelangt sind, — allerdings sehr selten — Fibrillen in der gleichen Weise zur Zelloberfläche hinlaufen und in einem Knotenpunkt des umgebenden Golginetzes verschwinden. (Fig. 12 x, y, z [hier ist optische Täuschung nicht ganz ausgeschlossen] und Fig. 17.)

Schliesslich der fünfte Punkt: Es steht die Dichtigkeit des Golginetzes meist in einer gewissen Proportion zu dem Fibrillenreichthum der umschlossenen Zellen.

Ich bitte folgende Figuren zu vergleichen: Fig. 7 u. 10 (Golginetz- und Fibrillenbild von Zellen des Nucleus dentatus bei gleicher Vergrösserung) mit Fig. 3 (Golginetzbild einer Vorderhornzelle bei gleicher Vergrösserung wie Fig. 7 u. 10) und Fig. 1 u. 11. (Letztere beiden Abbildungen sind bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet, wodurch der Gegensatz geringer wird. Allerdings stammen sie von einem andern Thier [Mensch], aber das macht nichts aus, da die Vorderhornzellen vom Kaninchen und Hund gleich fibrillenreich sind.)

Nach diesen Befunden neige ich mich der folgenden Ansicht zu: Die Neuriten (Axencylinder) theilen sich und gehen mit ihren Endästen in die pericellulären und die peridendritischen Golginetze fremder Neurone über. (Was ich unter einem Neuron jetzt noch verstehe, habe ich im biologischen Centralblatt (9) angegeben.) (Wo diffuse Golginetze vorhanden sind, können sie auch in diese übergehen. S. Fig. 42 Taf. XXXI A.) Die Neurofibrillen, welche die Axencylinder enthalten und die ihnen in ihren Ursprungszellen durch die Protoplasmafortsätze zugeführt werden, gehen dabei in die Golginetze über, in welchen sie sich verzweigen und ein Netz (Gitter) bilden, das dem Elementargitter der wirbellosen Thiere entspricht. Am Uebergang der Neurofibrillen in die Golginetze ändert sich die Masse, in die sie eingebettet sind. Das Axencylinderplasma, die Perifibrillärsubstanz, hört am Uebergang in die Golginetze auf, und es umgiebt sie hier eine anders geartete, specifische Substanz, eine Substanz von ganz anderen tinc-

toriellen Eigenschaften, die ich Golginetzsubstanz nennen will. Diese Substanz ist gegen das Plasma der Ganglienzellen ebenso scharf abgesetzt, wie gegen die Perifibrillärsubstanz der Axencylinder. Aus den Golginetzen gehen an den Knotenpunkten — überall oder stellenweise — Neurofibrillen in die umschlossenen Ganglienzellen über, um entweder durch den Axenfortsatz die Zelle zu verlassen, oder an einer andern Stelle (des Zellleibes oder eines Protoplasmafortsatzes) wieder in das umschliessende Golginetz überzugehen, indem sie in dieser Weise direktere Wege zwischen zwei entfernten Stellen des Golginetzes herstellen, gewissermaassen lange Bahnen innerhalb der Neurone bilden.

Auf diese Weise würde die Continuität zwischen verschiedenen Neuronen auf dem Wege der Neurofibrillen, die Continuität zwischen receptorischen (sensiblen, sensorischen) und effectorischen (motorischen und secretorischen) Neurofibrillen hergestellt. Die Golginetze wären die Stellen, an denen die Umlagerung der Fibrillen stattfindet. (Dieselbe Function würde den Fibrillennetzen zukommen, welche bei einigen Zellarten innerhalb der Zellen nachweisbar sind. [Zellen des Lobus electricus von Torpedo, Spinalganglienzellen. Beide Zellarten scheinen des Golginetzes zu entbehren]). Eine Ueberleitung von Axencylinder auf Axencylinder, wie sie Held (4) sich vorstellt, scheint nach meinen anatomischen Befunden (besonders unterhalb der Purkinje'schen Zellen, wo viele Axencylinder im Netz zusammentreffen) nicht ausgeschlossen.

Ich hebe nochmals hervor, dass dies eine Deutung meiner Befunde ist, welche (Befunde) ich, wie ich hoffe ohne Subjektivität, im Vorherigen beschrieben habe. Sie anzunehmen ist niemand gezwungen, aber ich glaube, dass sie nach dem im Augenblick vorliegenden Material die plausibelste ist. Diese Deutung als eine Thatsache hinzustellen liegt mir vollkommen fern, denn ich sehe selber zu gut, dass noch an vielen Stellen das thatsächlich Beobachtete durch hypothetische Brücken verbunden ist. Ich hoffte immer noch besseres Beweismaterial schaffen zu können, und deshalb habe ich mit der Publication meiner Resultate so lange gezögert.

Es giebt sogar einige Befunde, welche sich vorläufig nicht ganz ungezwungen in die Hypothese einordnen lassen. Dies sind

die Verhältnisse am Trapezkern. S. Meyer (3a) beschrieb zuerst genauer, wie die dicken Axencylinder der Trapezkerngegend sich an den Zellen dieses Kerns verzweigen und dabei die Zellen korbförmig einschliessen. Die Zweige eines Axencylinders, welche einen Zellkorb bilden, anastomosiren dabei unter einander und zeigen an den Knotenpunkten starke Verdickungen. Die Zweige sollen nun nach Held sehr reich an Neurosomen sein, und dies war ein Hauptgrund für ihn, Neurosomenanhäufungen mit Axencylinderendigungen zu identificiren. Meine Präparate zeigen nun, dass die Golginetze, deren Zerfallsprodukte, wie ich überzeugt bin, die Neurosomen Held's sind, die Zweige dieser dicken Axencylinder umspinnen (wie die Zweige eines Protoplasmafortsatzes), aber nicht mit ihnen verschmolzen sind (Fig. 19 u. 24 Taf. XXIX). (Siehe die Figurenerklärung.) Es handelt sich hier sicher um Axencylinder in dem üblichen Sinn und nicht etwa um von weit her kommende Protoplasmafortsätze, denn ich habe an vielen solchen Fasern Markscheiden nachweisen können, deren sie gewöhnlich eine Zellbreite von der Verzweigung entfernt verlustig gehen. Die fibrilläre Structur dieser Fasern ist verhältnissmässig sehr deutlich. (Endigungen derartiger Fasern an Gefässen, wie sie Vincenzi (11) kürzlich beschrieben hat, habe ich nie gesehen.) Ein direktes Uebergehen der Axencylinderzweige in das Golginetz, wie es an andern Stellen statt zu haben scheint, ist hier also nicht zu beobachten, und es bleibt nur die Annahme, dass aus dem Axencylinderkorb Fibrillen in das umspinnende Golginetz (wie aus Protoplasmafortsätzen) übergehen, um von da der umschlossenen Zelle oder anderen Axencylindern zugeleitet zu werden. (Dass auch an den Trapezzellen andersgeartete, dünnere Axencylinder in das Golginetz übergehen, scheint mir nach andern Präparaten wahrscheinlich.)

Neuerdings hat Semi Meyer ähnliche Axencylinderkörbe auch an Olivenkernzellen beschrieben. Da auch dort ein doppeltes Golginetz vorkommt, so sind ähnliche Beziehungen wie im Trapezkern vorauszusetzen.

Zusammenfassung der hauptsächlichsten Resultate.

1. In allen Zellen des Centralnervensystems der (untersuchten) Wirbelthiere, welche bisher als Ganglienzellen angesehen wurden,

konnten individuelle Fibrillen (Neurofibrillen, Primitivfibrillen) nachgewiesen werden, mit Ausnahme der kleinen Zellen des Thalamus opticus und den gewöhnlichen Körnerzellen des Kleinhirns. (Für die nervöse Natur der letztern existiren bisher keine Beweise.) Die Fibrillen verbinden sich innerhalb der Ganglienzellen und ihrer Fortsätze (der Wirbelthiere) in der Regel nicht mit einander. Eine Ausnahme bilden die Spinalganglienzellen und die Zellen des Lobus electricus des Zitterrochens, vielleicht auch die Zellen des Ammonshornes, der aufsteigenden Trigeminuswurzel und die Purkinje'schen Zellen. In den ersteren kommen sicher Gitterbildungen vor.

2. Alle Ganglienzellen und ihre Protoplasmafortsätze (auch in den feinsten Verzweigungen) sind umgeben von specifischen Netzen, welche ich Golginetze nenne. Eine Ausnahme bilden hierin die Spinalganglienzellen, die Zellen der aufsteigenden Trigeminuswurzel und des Lobus electricus des Zitterrochens, bei denen bisher derartige Netze nicht nachgewiesen werden konnten. Auf die Axencylinder (Neuriten) geht das Golginetz nicht über.

3. Die Golginetze sich berührender Neurone sind meist untereinander durch Netzmaschen verbunden. An den Stellen des Centralnervensystems, in denen die Ganglienzellen und ihre Fortsätze sehr dicht bei einander liegen, kommt es zur Bildung diffuser Golginetze. (Grosshirnrinde, Kleinhirnrinde, Ammonshorn, Substantia gelatinosa.)

4. An manchen Stellen finden sich grössere Ballen von Golginetzen. Sie sind immer durch reichliche Axencylinderaufsplitterungen gekennzeichnet. (Unterhalb der Purkinje'schen Zellen, in den Plaques der Körnerschicht des Kleinhirns, in den Glomeruli olfactorii.)

5. Bisweilen kann man Axencylinderzweige direkt in die Golginetze übergehen sehen. Dies kommt besonders häufig an den äussersten Spitzen der Protoplasmafortsätze vor. Absolut beweisend sind derartige Fälle nicht.

6. Innerhalb der Balken des Golginetzes gelingt es bisweilen Fibrillen von dem Aussehen der Neurofibrillen zu differenciren.

7. Fibrillen der Ganglienzellen treten nicht selten an die Knotenpunkte des umgebenden Golginetzes heran.

8. Aus den vorliegenden Befunden lässt sich in den allge-

meinen Zügen der Verlauf der Neurofibrillen im Centralnervensystem der Wirbelthiere eruiren. Sie sprechen dafür, dass bei den Wirberthieren (ebenso wie bei den Wirbellosen) die Continuität der Neurofibrillen vollkommen ist.

Literatur-Verzeichniss.

1 Bethe: Morpholog. Arbeiten (Schwalbe) Bd. 8, H. 1. 1898.
2. Golgi: Bollettino della società medico-chirurgica di Pavia. 1898.
3. Semi Meyer: a) Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 47. 1896.
b) Ber. d. math.-phys. Cl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. zu Leipzig. 1897.
c) Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 54. 1899.
4. Held: Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. Supplement. 1897.
5. Auerbach: a) Neurolog. Centralbl. 1898.
b) Monatsschr. f. Psychiatr. u. Neurolog. Bd. 6. 1899.
6. Donaggio: Rivista speriment. di Freniatria. Vol. 24, Fasc. II u. III—IV. 1898/99.
7. Apàthy: Mittheilung d. zoolog. Station z. Neapel. Bd. 12. 1897.
8. Arnold: Anat. Anzeiger. Bd. 16. 1899.
9. Bethe: Biol. Centralbl. Bd. 18. 1898.
10. Nissl: Münchener med. Wochenschr. 1898.
11. Vincenzi: Anat. Anzeiger. 1899.

Erklärung der Figuren auf Tafel XXIX, XXX u. XXXI.

Die Figuren sind sämmtlich mit dem Zeichenapparat von Leitz (nach Abbé) entworfen. In der Regel giebt die Zeichnung nur eine Ebene wieder. Wo bei der Ausführung die Mikrometerschraube benutzt ist, um tiefer oder höher liegende Details mit in die Zeichnung zu bringen, ist dies bei Erklärung der betreffenden Figur bemerkt. Bei einigen anderen ist ausdrücklich vermerkt, dass die Mikrometerschraube nicht benutzt ist; hier ist ganz besonders darauf geachtet, dass nur eine Ebene zur Darstellung gelangte. Einzelne kleinere Details sind häufig nach der Aufzeichnung mit dem Zeichenapparat aus freier Hand eingetragen. Wo jede Linie mit dem Zeichenapparat eingetragen ist, ist dies vermerkt.

Die Entfernung des Oculars vom Papier betrug in der Regel

35,5 cm. Die meisten Figuren sind mit dem Zeiss'schen Apochromat 2,00 mm, Apert. 1,30 und dem Compensationsocular Nr. 6 gezeichnet, was bei der angegebenen Papierentfernung und einer Tubuslänge von 165 mm eine wirkliche Vergrösserung von 1400 × ausmacht. Wo andere Vergrösserungen zur Anwendung gelangt sind, ist dies angegeben.

Bei der Beschreibung einer jeden Zeichnung findet sich ausserdem eine kurze Angabe darüber, wie das betreffende Präparat entstanden ist. Die hinter H_2O und Tol. (Toluidinblau) eingeklammerte Zahl bedeutet die Anzahl der Minuten während der Differenzirung resp. Färbung.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Theil einer sehr langgestreckten Vorderhornzelle eines 18 Jahre alten Mannes. *Ax* = Axencylinderfortsatz. *M* = Markscheide. Es sind nur die direkt unter der Oberfläche verlaufenden Fibrillen (Peripheriefibrillen) zur Darstellung gelangt. Vergrösserung: Zeiss Apochr. Compensationsocular No. 6. Mit nur geringer Veränderung der Einstellung gezeichnet. Nur ein kleiner Theil der in der Zelle enthaltenen Fibrillen geht auf den Axenfortsatz über. Die grösste Anzahl zieht von Protoplasmafortsatz zu Protoplasmafortsatz. Diese Fibrillen sind in Bündeln angeordnet, welche zwischen sich langgestreckte Lücken frei lassen, die den peripheren Nisslschollen entsprechen. Zwischen den Fibrillen des Axencylinderkegels bleiben keine Lücken frei. Im rechten unteren Theil der Zelle zeigen die oberflächlichen Fibrillen eine spiralige Drehung. Die Fibrillen des Axenfortsatzes legen sich zunächst immer dichter aneinander, je weiter sie sich von der Zelle entfernen. Bei × ist mit dem Beginn der Markscheide die grösste Annäherung erreicht. Sie sind hier eine Strecke weit bis † nicht von einander optisch zu isoliren. Peripherwärts von † treten sie wieder mehr auseinander, so dass eine undeutlich fibrilläre Streifung sichtbar ist. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 5% H_2O (8). Tol.: 3000 (10).

Fig. 2. Theil des Golginetzes einer Trapezkernzelle von einem mittelgrossen Hunde. Zeiss Apochr. Compensationsocular 8. Vergrösserung: 1900 ×. Das Netz ist etwas gequollen und stark differencirt, so dass die Netzbalken durchsichtig sind. Man sieht innerhalb der Netzbalken Fibrillen verlaufen, die sich meist den Wänden anschmiegen und sich an den Theilungsstellen der Netzbalken ebenfalls theilen. Die Zeichnung ist in allen Einzelheiten ohne Veränderung der Einstellung mit dem Zeichenprisma entworfen. Methodik: Vorbehandlung I. H_2O (5) (58° C.). Tol.: 3000 (10).

Fig. 3. Vorderhornzelle aus dem Lendenmark eines einjährigen Kaninchens. Seibert homog. Oelimmersion 1/12. Ocular I. Tubus-

länge 165 mm. Wirkliche Vergrösserung: 850×. Die Zelle liegt nahe an der weissen Substanz. Im Zusammenhang mit der Zelle ist der Axenfortsatz (*Ax.*) auf eine lange Strecke ohne Veränderung der Einstellung zu verfolgen. In der Zelle ist von Fibrillen nichts zu sehen. Im Axenfortsatzhügel sind sie schwach angedeutet. Bei × tritt der Axencylinder in die Markscheide ein. Um die Zelle tritt das pericelluläre Netz deutlich hervor. Es ist verhältnissmässig engmaschig, und die vielen kleinen, viereckigen Maschen fallen an ihm auf. Nur auf dem Protoplasmafortsatz ist das Netz in der Flächenansicht zu sehen. Bei † ist der Ast des Protoplasmafortsatzes im optischen Längsschnitt dargestellt. Vom Zellleib ist das Netz im Schnitt oben abgeschnitten. Das Netz stellt sich hier als eine Reihe dunkler Knötchen und Fädchen dar, die gegen den Zellleib scharf abgesetzt sind. Das Golginetz geht auf den Axenfortsatz (*Ax*) über, wird hier weitmaschiger und hört bei × am Ansatz der Markscheide scharf auf. Das weitmaschige Füllgitter ist deutlich vom Golginetz differencirt (heller und gekörnt). Es setzt sich aussen an die Zelle an und geht auch auf die Markscheide über. Bei *g* ist ein Gliakern eingestreut. Der Kern der Ganglienzelle zeigt die typische Struktur. Methodik: Vorbehandlung II. (ohne HCl) HNO_3 6%. Temperatur während der ganzen Vorbehandlung 12° C. (H_2O (2) Tol : 3000 (10) (56° C.). (Bei diesem Block waren bei H_2O (0) bis H_2O (1) die Fibrillen differencirt. Bei H_2O (1) waren Netze schon angedeutet, bei H_2O (2) im Optimum (keine Fibrillen mehr); bei H_2O (3) waren die Netze schon undeutlicher, und es traten Nisslstrukturen auf; bei H_2O (4) waren nur noch Nisslstrukturen und gewöhnliche Kernstrukturen zu sehen).

Fig. 4. Dicker Protoplasmafortsatz einer Olivenkernzelle von einem etwa 10 Monate alten Kaninchen im Querschnitt. Keine Fibrillen zu sehen. Um den Fortsatz das Golginetz, mit welchem sich ein kleiner Nebenfortsatz eines vorübergehenden Axencylinders verbindet. Zeiss Apochr. 2,00 mm. Compensationsocular No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 7,5%. Temperatur 18—19° C. H_2O (8). Tol.: 1500 (10) (56° C.).

Fig. 5. Grosse Vorderhornzelle aus dem Lendenmark eines 18 Jahre alten Mannes (desselben wie Fig. 1). Bei der Einstellung, bei der die Zeichnung mit dem Zeichenapparat entworfen wurde, war der Axenfortsatz (*Ax*) nicht, der Protoplasmafortsatz *a* nur sehr undeutlich zu sehen. Beide wurden bei veränderter Einstellung hierzu gezeichnet. Die Hauptfibrillenbahnen sind mit dem Zeichenapparat eingetragen; die genauere Ausführung ist ohne denselben besorgt. Die starke Fibrillenbahn zwischen Fortsatz *a* und *b* ist etwas nach oben verlagert gezeichnet. Die Zelle zeigt ein deutliches Negativ des Nisslbildes und ent-

hält hauptsächlich Peripheriefibrillen. Ein grosser Theil der Fibrillen oder Fibrillenbündel ist von Fortsatz zu Fortsatz zu verfolgen. Nur ein kleiner Theil der Fibrillen nimmt an der Formirung des Axenfortsatzes Theil. Bei den meisten Bündeln ist nur ein Theil der vorhandenen Fibrillen gezeichnet, um die Figur nicht undeutlich zu machen. Die fibrilläre Verbindung zwischen den Fortsätzen a, *b*, *c* und *d* ist sehr verschieden stark. Zwischen *b* und *c* ist eine Verbindung nicht vorhanden. Der Kern zeigt die typische Färbung. Zeiss Apochr. 2,0 mm. Compensationsocular No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 5%. Temperatur etwa 18° C. H_2O (12). Tol.: 3000 (10).

Fig. 6. Ein Theil des Golginetzes einer grossen Zelle des motorischen Feldes aus der Medulla eines etwa 6 Monate alten Kaninchens. Oben rechts ist das Netz glatt und von ziemlich normalem Aussehen. Nach unten zu sind die Netzbalken körnig zerfallen und bilden so Körnerhäufchen (Neurosomen Held's [?]) an den Knotenpunkten des Netzes, die zum Theil durch körnige Stränge mit einander verbunden sind. Dieses Verhalten ist nur an centralen Stellen der Schnitte und auch hier immer nur an vereinzelten Zellen zu sehen; am Rande der Schnitte und in den der Fixirungsfläche näher gelegenen Schnitten sind die Netze bei dem betreffenden Block von normalem, glattem Aussehen. Es liegt die Vermuthung nahe, dass mangelhafter Zutritt des Fixirungsmittels den körnigen Zerfall hervorgerufen hat. Zeiss Apochrom. 2,0 mm. Compensationsocular No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 3%. H_2O (5). Tol.: 3000 (10).

Fig. 7. Ganglienzelle aus dem Nucleus dentatus von einem mittelgrossen Hunde. Das Golginetz ist vollkommen differencirt gefärbt und scharf gegen den ganz ungefärbten Zellleib abgesetzt. Das Füllgitter ist an der betreffenden Stelle des Präparats nicht gefärbt, so dass die Netzhosen der Zellen ganz frei auf ungefärbtem Grunde sichtbar sind. Oberhalb des Kernes ist eine Calotte von der Zelle abgeschnitten. Zu beachten ist die verschiedene Form und Grösse der Maschen und die dickeren Stränge, welche das Netz an manchen Stellen durchziehen. *a* ist ein Protoplasmafortsatz einer benachbarten Zelle, der unter dem Protoplasmafortsatz *b* fortzieht. Er ist durch den Netzbalken *e* mit dem Netz von *b* verbunden. Der fremde Protoplasmafortsatz *c* läuft über dem Fortsatz *d* fort und verbindet sich mit ihm bei *f* und *x*. Um die Zweige des grossen Protoplasmafortsatzes mit in die Zeichnung zu bringen, ist die Einstellung etwas verändert worden. Seibert: homogene Oelimmersion $^1/_{12}$ Ocul. I. Tubuslänge 165 mm. Vergrösserung 850×. Methodik: Vorbehandlung I. Temperatur ungefähr 15° C. H_2O (4). Tol.: 3000 (10).

Fig. 8. Stelle aus dem ventralen Acusticuskern eines 5 Monate alten Kaninchens. Die Axencylinder sind auch in sehr dünnen Zweigen noch intensiv gefärbt. Bei *a* sieht man eine Theilung eines dünnen Axencylinders. Um den ziemlich dunkel gefärbten Protoplasmafortsatz *A* ist das Golginetz deutlich sichtbar. Er liegt auf einer Zelle, die nicht mit dargestellt ist, und sein Netz ist mit dem dieser verschiedentlich verbunden, z. B. durch die nur angedeuteten sich in die Tiefe senkenden Netzbalken *x* und *y*. Die dünnen Axencylinder *b*, *c*, *d*, *e*, *f* und *g* treten von oben und unten an den Protoplasmafortsatz *A* heran und gehen in sein pericelluläres Netz unter dichotomischer Theilung über (besonders gut zu sehen bei *e*, *f* und *g*). Bei *B* ist ein kleiner Theil des Golginetzes einer Zelle dargestellt, deren Hauptmasse durch den Schnitt abgetrennt ist; nur die kleine Netzkalotte ist im Schnitt vorhanden. In dieses Netz geht der Axencylinder *h* über. (*B* liegt in dem zu Grunde liegenden Präparat links und unterhalb des Gliakerns *K* und ist nur zur Ersparung von Raum näher an *A* herangerückt. Sonst ist in der Lage der Theile nichts verändert.) Zeiss: Apochrom. 2 mm. Apert. 1,30. Compensationsocular No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 6%. 12° C. H_2O (6). Tol.: 3000 (10).

Fig. 9. Axencylinderursprungshügel und Axencylinder einer Vorderhornzelle aus dem Lendenmark eines Kaninchens (desselben Thiers, von dem Fig. 3 stammt), ganz an der Grenze der weissen Substanz. Das Golginetz begleitet nicht wie bei Fig. 3 den Axencylinder bis zum Anfang der Markscheide (*M*), sondern endet am Ende des Ursprungshügels ganz scharf bei ×. Das Füllgitter tritt auf der Strecke von × bis zum Anfang der Markscheide an den nackten Axencylinder heran, ist aber gegen ihn geschlossen und geht am Anfang der Markscheide auf diese über. Seibert: homog. Oelimmersion $^1/_{12}$. Ocul. I. Tubuslänge 165 mm. Vergrösserung 850×. Methodik: Wie bei Fig. 3, nur statt 6% HNO_3 nur 3%.

Fig. 10. Fibrillenverlauf in einer Zelle des Nucleus dentatus eines kleinen mehrjährigen Hundes. Alle Fibrillen scheinen die Zelle zu passiren, ohne Theilungen einzugehen. Bemerkenswerth ist die Ueberkreuzung der Fibrillenbündel über und unter dem Kern. Der Kern zeigt typische Färbung. Seibert: homogene Oelimmersion $^1/_{12}$. Ocul. I. Tubuslänge 155 mm. Vergrösserung 800 ×. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 3%. Temperatur während der Fixirung 13° C. In NH_3 und HCl 15°C. In Molybdän 18° C. H_2O (5). Tol.: 3000 (10).

Fig. 11. Protoplasmafortsatz einer Vorderhornzelle aus dem Lendenmark eines 18jährigen Mannes (demselben wie Fig. 1 u. 5). Zeiss Apochrom. 2,00 mm. Apert. 1,30. Compensationsocular

No. 6. Mit Benutzung der Mikrometerschraube gezeichnet. Von den drei Zweigen *a*, *b* und *c* laufen viele Fibrillen der Zelle zu und schlagen dabei verschiedene Wege ein. Ein Theil der Fibrillen des Zweiges *a* und alle des Zweiges *c* verlaufen ziemlich gradlinig im Inneren des Hauptstammes. Zwei Fibrillenbündel von *a* (ein rechtes und ein linkes) sowie die gesammten Fibrillen, welche von *b* der Zelle zuziehen, laufen auf exquisit spiraliger Bahn der Zelle zu, indem sie sich von links nach rechts um die gradlinig in der Mitte verlaufenden Fibrillen herum winden. Zwischen den Fortsätzen *a*, *b* und *c* bestehen alle möglichen Fibrillencombinationen. Der verschiedenartige Verlauf dieser Fibrillen erhellt aus der Figur. Zwischen den Bündeln bleiben Lücken frei, die vollkommen den im Nisslpräparat gefärbten Stellen entsprechen. Bilder wie dieses werden die Möglichkeit, dass die Neurofibrillen ein durch fibrilläre Fällung hervorgerufenes Kunstprodukt seien, von vornherein ausschliessen. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 5%. Temperatur etwa 18° C. H_2O (6). Tol.: 3000 (10).

Fig. 12. Theil einer Vorderhornzelle aus dem oberen Theil des Lendenmarks vom Kalb Die Zelle ist so geschnitten, dass bei gleicher Einstellung in den verschiedenen Theilen nebeneinander die verschiedenen Schichten der Zellumkleidung und der Zelle selbst gesehen werden. Unten ist die Axencylinderhose sichtbar. Diese ist oben abgeschnitten. In der Mitte ist gleichzeitig die tiefste Schicht der Axencylinderhose und das pericelluläre Gitter zu sehen. An den Fortsätzen *a* und *b* ist auch das pericelluläre Gitter fortgeschnitten, und die Fibrillen in den Fortsätzen treten deutlich hervor, sind aber auch noch weiter nach dem Centrum zu ohne Veränderung der Einstellung unter dem Netz eine Strecke weit undeutlich zu verfolgen, genau wie die Figur es wiedergiebt. Mehrere der dünnen von unten kommenden Axencylinder theilen sich auf der Zelle, und ihre Aeste verbinden sich mit dem Golginetz (*d*, *e* und *f*). Die Fibrillen *x*, *y* und *z* scheinen aus je einem Knotenpunkt des Golginetzes zu entspringen. Zeiss Apochrom. 2,00. Apert. 130. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. Temperatur ungefähr 18—20° C. HNO_3 5%. Das Präparat wurde 3 Min. differencirt in 30 ccm H_2O von 55° C. Ausser einigen grossen Zellen, die z. Th. das Golginetz allein, z. Th. das Golginetz und Fibrillen zeigen, ist alles andere entfärbt. Netzdifferencirung gelang bei den Blöcken dieser Serie bei Differencirung mit 1—1½ ccm H_2O nur ganz andeutungsweise. Auch bei H_2O (10) waren fast nur Fibrillen zu sehen, und die Präparate wurden bereits opak.

Fig. 13. Peripherer Schnitt durch eine Zelle des Lobus electricus von Torpedo marmorata. Man sieht starke Züge von durchgehenden Fibrillen die Zelle (besonders an der Peripherie) durch-

ziehen. Noch peripherere Schnitte zeigen nur solche durchgehenden Peripheriefibrillen. Zwischen den dicken Fibrillenzügen bleiben grosse Flächen frei, welche von einem scharf hervortretenden polygonalen Fibrillengitter ausgefüllt sind. Mit diesem Netz verbinden sich vereinzelte (nicht in Bündeln geordnete) von den Fortsätzen her eintretende Neurofibrillen. Die Gittermaschen sind im Präparat allerorten mit feinen Körnern angefüllt, die das Präparat sehr verdunkeln (zwischen den durchgehenden Fibrillen fehlen sie). Diese Körner sind nur im unteren Theil der Figur eingezeichnet. Im oberen Theil sind sie fortgelassen, und das Gitter ist hier entsprechend heller gezeichnet, um sie nicht in übertriebener Schärfe hervortreten zu lassen. Die dunkleren Punkte im Verlauf der Gitter bedeuten nach unten oder oben abgehende Aeste. In der That treten dieselben auch in dieser Weise im Präparat in Erscheinung. Zeiss: Apochrom. 2 mm. Apert. 1,30. Compensationsocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. Temperatur ungefähr 19° C. Schnitt von 5 μ Dicke. Differencirt mit molybdänsaurem Ammonium, 1 Theil auf 3000 Theile H_2O (5) bei 58° C. Tol.: 1000 (10).

Fig. 14. Zelle aus dem Facialiskern von einem eben ausgewachsenen Kaninchen. Die Differencirung ist so weit getrieben, dass die Fibrillen gerade anfangen undeutlich zu werden und die sekundäre Färbung der Nisslschollen beginnt. Der Kern ist bereits umgeschlagen, d. h. zeigt die gewöhnliche Färbung. Man sieht gleichzeitig die Fibrillen (etwas undeutlich) und die Nisslschollen. Die Fibrillen verlaufen in den zwischen den Nisslschollen freibleibenden Bahnen (den ungefärbten Bahnen Nissl's). Zeiss: Apochrom. 2,0 mm. Apert. 1,30. Compensationsocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 7,5 %. Temperatur 20° C. H_2O (9). Tol.: 1000 (10). 57° C.

Fig. 15. Ende eines Protoplasmafortsatzes aus dem Olivenkern eines etwa 10 Monate alten Kaninchens (desselben wie Fig. 4). Reine Differencirung des Golginetzes. Die Maschen sind schmal und langgestreckt. Die letzten Netzbalken vereinigen sich bei × zu einem soliden Faden *a*, der den Eindruck eines dünnen Axencylinders macht. Zeiss: Apochrom. 2 mm. Apert. 1,30. Compensationsocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 7,5 %. Temperatur 18--19° C. H_2O (6). Tol.: 1500 (10).

Fig. 16. Protoplosmafortsatz einer Vorderhornzelle von einem 18jährigen Manne (demselben wie Fig. 1, 5 u. 11). Zwischen den drei Zweigen des Fortsatzes sind alle möglichen Fibrillenverbindungen vorhanden. Nicht alle Fibrillen, die zwei Aeste verbinden, laufen in derselben Bahn. Die meisten sind zu Bündeln vereinigt, andere laufen oft unter grossen Umwegen vereinzelt (besonders eine Fibrille, die die Zweige *a* u. *b* ver-

bindet und dabei beinahe bis zum Ansatz von *c* herabläuft). Es zeigen sich hier eine grosse Anzahl von Fibrillen, welche weit ab von der Zelle von Fortsatz zu Fortsatz verlaufen, den Zellleib also auf ihrer Bahnen nicht passiren. Sehr charakteristisch für solche Verzweigungen sind die eigenthümlich gekrümmten Fibrilien, welche das sonst fibrillenfreie Feld zwischen Zweig *a* und *b* durchziehen. Sie werden fast bei keiner Theilung eines dicken Protoplasmafortsatzes vermisst. Sehr charakteristisch ist ferner, dass jedes der beiden Hauptfibrillenbündel des Hauptstammes *d* und *e* sich aus Antheilen aller drei Aeste zusammensetzt. Die beiden Pfeile deuten auf Stellen der Peripherie hin, auf die je eine Fibrille mehr oder weniger senkrecht zuläuft, um hier ganz unvermittelt aufzuhören, sichtbar zu sein. Zeiss: Apochrom. 2 mm. Apert. 1,30. Compensationsocular No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. H_2O (6). Tol.: 3000 (10).

Fig. 17. Protoplasmafortsatz einer Zelle des motorischen Feldes der Medulla vom Kaninchen. Im unteren Theil der Figur sind die Fibrillen ziemlich vollständig gefärbt. Im oberen Theil sind nur noch vereinzelte gefärbt, so dass sie sicher zu verfolgen sind. Gleichzeitig ist das pericelluläre Netz zur Darstellung gekommen. Bei der gewählten Einstellung (die Zeichnung ist ohne jede Benutzung der Mikrometerschraube genau mit dem Zeichenapparat ausgeführt) ist das Netz im unteren Theil der Figur nur im optischen Längsschnitt als seitliche Begrenzung sichtbar, oben dagegen in Oberflächenansicht. Eine Fibrille des rechten Astes biegt aus der Mitte zur Wand ab und verbindet sich an der Stelle, auf die der Pfeil deutet, mit einem Knotenpunkt des pericellulären Netzes. Zeiss: Apochrom. 2 mm. Apert. 1,30. Compensationsocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 5%. 20°C. H_2O (5). Tol.: 3000 (10).

Tafel XXX.

Fig. 18. Theil einer Olivenkernzelle von einem grossen circa 4—6jährigen Hund. Die Zelle ist durch den Kern geschnitten; nur das Golginetz ist gefärbt. Es besteht aus einem der Zellperipherie direkt anliegenden Theil mit sehr engen Maschen (dicht aneinanderliegende Knotenpunkte) und einem weiter entfernten, grobmaschigen Theil. Das innere und äussere Netz sind durch radiäre Netzbalken mit einander verbunden. Zeiss: Apochrom. 2 mm. Apert. 1,30. Comp.-Ocular No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. Temperatur ? H_2O (4). Tol.: 3000 (10).

Fig. 19. Trapezkernzelle vom Kaninchen mit drei Protoplasmafortsätzen *a*, *b* und *c*. (Die Klammer bei *a* deutet die Breite des Fortsatzes an.) Um die Zelle ist das Golginetz gefärbt. *Ax*

ist ein sehr dicker Axencylinder, der sich neben und unterhalb des Fortsatzes *a* mehrfach theilt. Nur ein Ast *z* ist bei der gewählten Einstellung zu sehen. Die übrigen tiefer gelegenen sind zum Theil durch Punktirung angedeutet. Der Axencylinder *Ax* hat schon frühzeitig seine Markscheide verloren. Er wird vom Fortsatz *a* aus mit Golginetz umsponnen, ebenso sein Ast *z* von der Zelle aus, dort, wo er sich dicht an sie anschmiegt. *k*, *l*, *m* und *n* sind Knotenpunkte des sich um die Zelle verästelnden Axencylinders *Ax*. Sie sind immer von Netzmaschen umsponnen, so dass das Netz an diesen Stellen (wie bei der Olivenzelle Fig. 18) doppelt ist. An anderen Stellen umgiebt es die Zelle in einfacher Schicht. Zeiss: Apochrom. 2,00 mm. Apert. 1,30. Compensationsocular No. 6. Tubus nicht ausgezogen. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 6%. Temperatur 18° C. H_2O (3). Tol.: 3000 (10).

Fig. 20. Zwei dünne Protoplasmafortsätze mit Golginetz aus dem Olivenkern eines ausgewachsenen Kaninchens. Fig. 20 *a* zeigt ähnliche Verhältnisse wie Fig. 15. Die langgestreckten Endmaschen vereinigen sich zu einem soliden Faden, der das Aussehen eines dünnen Axencylinders hat. Die Figur unterscheidet sich aber dadurch von Fig. 15, dass innerhalb des Protoplasmafortsatzes die Fibrillen sichtbar sind. Sie sind im unteren Theil isolirt, im oberen Theil zu einem soliden Strang zusammengeschnurrt, der allerdings nach der Spitze zu undeutlich wird, aber doch bis zu derselben zu gehen scheint. Fig. 20 *b* zeigt nur stellenweise das Netz (unterhalb *d* und bei *c*) Der Protoplasmafortsatz ist an den andern Stellen zusammengeschrumpft. Das obere solid erscheinende Ende geht in das nur in einem kleinen Stück im Präparat enhaltene Golginetz eines grossen Protoplasmafortsatzes über. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Apert. 1,30. Compensationocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. H_2O (5). Tol.: 3000 (10).

Fig. 21. Ein Stück der Ganglienzellschicht des Ammonshornes von einem kleinen Hund (Alter etwa 5—8 Jahre). In allen Zellen sind die Zellen differencirt. In der Nähe der Kerne ist die Färbung zum Theil ausgeblieben. Die meisten Fibrillen laufen ungetheilt durch die Zellen hindurch. Andere scheinen unterhalb des Kernes in ein Fibrillen-Gitter sich aufzulösen. Ganz über allem Zweifel erhaben ist aber dieses Gitter nicht. Die Kerne zeigen alle die typische Färbung. Zwischen der Zelle *a* und *b* ist eine im Präparat schlecht gefärbte Zelle fortgelassen worden. Zwischen den Zellen sieht man viele Axencylinder. Aufgezeichnet mit Seibert: Oelimmersion 1/12. Ocul. I. Ausgeführt unter Controlle von Zeiss: Apochrom. 2,00 mm. Compensationsocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 3%. Temperatur 75° C. H_2O (4). Tol.: 3000 (10).

Fig. 22. Purkinje'sche Zelle aus einer Kleinhirnhemisphäre vom Hund. Die Protoplasmafortsätze sind ziemlich dunkel, die Fibrillen darin nur als undeutliche Streifung sichtbar. An der Oberfläche ist stellenweise das Golginetz zu sehen. Bei *a* tritt ein sehr deutlicher Axencylinder an den Protoplasmafortsatz, der sich auf demselben mehrfach theilt, und dessen Aeste in das Netz übergehen. *b* ist ein dickerer Axencylinder, der mehrere Seitenäste in das Golginetz abgiebt, in seiner Hauptmasse aber über die Zelle hinauszieht. Dasselbe gilt von dem stärkeren Seitenast *c*.—*d* und *e* sind zwei weitere Axencylinder (?), die mit dem pericellulären Golginetz in Verbindung treten. Zeiss: Apochr. 2 mm. Compensationsoc. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (3 %). H_2O (3). Tol. 1 ; 3000.

Fig. 23. Randtheil eines Glomerulus olfactorus von Kaninchen. Es zeigt sich ein ausserordentlich dichtes und ziemlich diffuses Golginetz. In demselben werden dünne, sich verzweigende Axencylinder sichtbar. Vom Rande her treten Protoplasmafortsätze mit weitmaschigem, auf der Oberfläche lokalisirtem Golginetz in den Glomerulus ein, verzweigen sich hier, wobei die Maschenweite immer geringer wird, bis schliesslich die dünnsten Zweige in dem diffusen Golginetz nicht verfolgbar sind. Nach dem Rande zu scheint das diffuse Netz überall in sich geschlossen. Zeiss: Apochr. 2 mm. Compensationsocular No. 6. Methodik: Vorbehandung I. HNO_3 (3 %) (10° C.) H_2O (4 Min. abgegossen, nochmal 4 Min.). Tol.: 1500 (10).

Fig. 24. Dicker Axencylinder und Oberfläche einer Trapezkernzelle vom Kaninchen (demselben wie Fig. 19). Der dicke Axencylinder ist deutlich fibrillär. Er theilt sich an der Zelle in mehrere Aeste, welche die Zelle umgreifen und von denen bei der gewählten Einstellung nur drei zu sehen sind. Diese verzweigen sich weiter und verbinden sich untereinander. Die Knotenpunkte sind stark verdickt. Von der darunter liegenden Zelle aus werden die Balken des so entstandenen Axencylindernetzes mit Maschen ihres pericellulären Golginetzes umsponnen. Zeiss: Apochr. 2 mm. Compensationsocul. No. 6. Tubus nicht ausgezogen. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (6 %). Temperatur 18° C. H_2O (4) Tol. 1 : 1000. Schnittdicke 7,5 μ.

Fig. 25. Zelle aus dem motorischen Trigeminuskern vom Kaninchen (4—5 Monate alt). Der Schnitt geht durch den Kern. Der Kern hat sich beim Schneiden etwas verschoben, so dass er bei der oberflächlichen Einstellung, bei der die Zeichnung angefertigt ist, nicht mehr sichtbar ist. Eine geringe Drehung der Mikrometerschraube bringt seine oberste Kappe zum Vorschein. Die Zeichnung ist sehr sorgfältig ohne Veränderung der Einstellung ausgeführt; der Verlauf und die Lage jeder Fibrille ist mit dem Zeichenapparat eingetragen. Die Zelle zeigt das genaue Negativ des Nisslbildes. Am Rande sieht man zu

Bündeln geordnete, glatt durchlaufende Peripheriefibrillen, in der Mitte die complicirt verlaufenden Centralfibrillen, welche kein Netz bilden, sondern sich nur vielfach überkreuzen. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Compensationsocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (6%). Temperatur 16° C. H_2O (3, abgegossen, nochmal Wasser 4). Tol.: 1500 (10).

Fig. 26. Stück aus der Körnerschicht des Kleinhirns vom Kaninchen. Die „Plaques" sind zu diffusen Ballen aus Golginetz differencirt. Die vier zur Darstellung gebrachten Plaques sind zum Theil untereinander durch Netzstränge verbunden. In die Plaques treten Axencylinder, die sich stark verzweigen und in das Netz übergehen. Manchmal sind dickere Anastomosen zwischen zweien solcher Axencylinder zu sehen (so zwischen *a* und *b*). Ausserdem treten in die Netzballen sich verzweigende Protoplasmafortsätze ein, welche vom Golginetz umsponnen sind. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (5%) (18° C.). H_2O (6). Tol.: 3000 (10).

Fig. 27. Calotte einer Olivenzelle vom Hund. (Aus demselben Präparat wie Fig. 18.) Bei unveränderter Einstellung gezeichnet. In der Mitte sieht man das engmaschige Netz, das die Zelle direkt umgiebt. Ringsherum das weitmaschige Netz, das die Zelle ausserhalb des engmaschigen umgiebt und mit diesem durch dickere Balken verbunden ist. Das Verständniss der Figur ergiebt sich durch Vergleich mit Fig. 18. Vergrösserung und Methodik wie dort.

Fig. 28. Vier Zellen aus dem Olivenkern eines Kaninchens. Fibrillen sind nicht gefärbt. Die Zellen sind im Präparat fast farblos, in der Figur der Deutlichkeit halber schwach schattirt. Um die Zellen ist das Golginetz deutlich zu sehen. Die Zweischichtigkeit des Netzes ist an vielen Stellen deutlich. Wo die Zellen einander nahe kommen, verbinden sich ihre Netze untereinander. Wo grössere Zwischenräume zwischen ihnen vorhanden, findet keine Verbindung durch das Netz statt. Die Zeichnung ist sehr genau nach dem Präparat ausgeführt. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (7,5%) 18° C. H_2O (8). Tol. 1 : 1500.

Fig. 29. Spinalganglienzelle vom Kaninchen. Der Schnitt ist dicht unter dem Kern geführt. Der Axenfortsatz ist angeschnitten. Die Zelle bietet im Anblick genau das Negativ des Nisslpräparates. Die von Fibrillen freien Felder sind an der Peripherie gross und gestreckt und werden nach dem Kern zu kleiner und runder. Am kleinsten und die Stelle der Kernlage sofort angebend sind die Maschen, welche dem Kern direkt anliegen. Der Axenfortsatz ist mit Fibrillen ganz vollgepfropft. Ein Hauptbündel senkt sich bei *a* in die Tiefe. Man sieht die

Querschnitte der Fibrillen. Kleinere Bündel sind in das Maschenwerk der Fibrillenbündel hinein zu verfolgen. Zeiss: Apochr. 2 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung II. HNO_3 (5%) 10° C. H_2O (6). Tol.: 3000 (10).

Fig. 30. Zwei Knäuel von Golginetz aus der Molekularschicht des Kleinhirns vom Hund. (Mit Benutzung der Mikrometerschraube gezeichnet.) In das linke Knäuel geben die Protoplasmafortsätze *a* und *b* je einen Zweig, *a* ausserdem einen andern in das rechte kleinere Knäuel. In das linke Knäuel tritt ausserdem der Fortsatz *e*, in das rechte der Fortsatz *c* und *d*. Golginetz ist um diese Protoplasmafortsätze nicht zu bemerken. Sie theilen sich im Knäuel in immer feinere Zweige, die sich mehr und mehr intensiv färben und schliesslich in Netzmaschen übergehen. In jedes Knäuel tritt ein Axencylinder (1 und 2), der sich schnell theilt und ebenfalls in das Netz übergeht. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (3%) H_2O (5). Tol. 1:3000.

Fig. 31. Endausbreitung eines Protoplasmafortsatzes einer Vorderhornzelle auf einer andern Vorderhornzelle vom Kalb. Der Fortsatz ist in allen Zweigen von deutlichem Golginetz umgeben. Die letzten Maschen sind immer in die Länge gezogen und zum Ende hin zugespitzt. Die letzten Maschenbalken verbinden sich zu dickeren Stämmchen, welche sich wieder verzweigen und in das pericelluläre Netz der darunter liegenden Vorderhornzelle übergehen. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (5% circa 18—20° C.). Differencirt in 20 ccm destill. Wasser von 45° C. 4 Minuten lang. Tol: 3000 (10).

Fig. 32. Zwei Purkinje'sche Zellen mit dem unter ihnen liegenden Polster aus Golginetz und eine Ganglienzelle der Körnerschicht (*g*) vom Hund. (Mit geringer Benutzung der Mikrometerschraube gezeichnet.) Der Protoplasmafortsatz der linken Zelle ist im Schnitt abgeschnitten, und sein Verlauf nach dem nächsten Schnitt punktirt angedeutet. Die Figur zeigt die Verbindung der Polster untereinander und mit dem pericellulären Netz von Ganglienzellen der Körnerschicht. *g* ist eine solche Zelle, *f* ein abgeschnittener Fortsatz einer andern. Seibert Oelimmersion $^1/_{12}$. Ocular I. Ausgeführt mit Zeiss Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (5). Temperatur 18° C. H_2O (4). Tol.: 3000 (10).

Fig. 33. Olivenkernzelle vom Kaninchen, mit differencirtem Golginetz. *Ax* ist ein Axencylinder, der in das Netz übergeht. *Pr* ist wahrscheinlich ein zusammengeschnurrter dünner Protoplasmafortsatz, dessen Netz nicht sichtbar ist. (*Ax* ist ein Axencylinder wegen der Gleichmässigkeit und Dunkelheit und weil so dicke Protoplasmafortsätze nie zusammenschnurren.) Zeiss:

Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 7,5%. 18° C. H_2O (6). Tol.: 1500 (10).

Fig. 34. Kleine Zelle der Molekularschicht des Kleinhirns vom Hund. Fibrillenbild. Diese Zellen liegen in der Mitte der Körnerschicht und stehen senkrecht zur Oberfläche. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (3%) H_2O (5). Tol: 3000 (10).

Tafel XXXI.

Fig. 35. Theil der Ganglienzellschicht des Ammonshorns von einem 2 Tage alten Kaninchen. Differencirung des Golginetzes. Es umspinnt die Zellen und ihre Ausläufer und verbindet diese unter einander. Die Maschen des circumcellulär gelagerten Netzantheils sind dichter als die des intercellulären. Die Zellen und Zellausläufer sind leicht schattirt gezeichnet; im Präparat sind sie farblos, dort aber mit Hülfe der Mikrometerschraube leicht zu verfolgen; Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (3%) H_2O (8). Tol.: 1000 (10).

Fig. 36. Theil aus der Substantia gelatinosa aus dem Lendenmark vom Kalb. In diesen kleinen Zellen sind die Fibrillen schwer zur Darstellung zu bringen. Die Figur soll nur zeigen, dass auch die kleinsten Ganglienzellen Fibrillen enthalten. *g* = Gliakerne. Zeiss: Apochr. 2 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Vorbehandlung I. HNO_3 (5%). Temperatur 18—20° C. H_2O (5). Tol.: 3000 (10).

Fig. 37. Theil einer Zelle des motorischen Feldes aus der Medulla von Kaninchen (5—6 Monate alt). Rechts ist die Zelle angeschnitten. Bei der gewählten Einstellung sieht man den Ansatz des nach links abgehenden Protoplasmafortsatzes von der Fläche. Dieser senkt sich dann wieder, so dass man seine Oberfläche nicht mehr sieht, dafür aber die Axencylinderhose sichtbar ist. Weiter nach links steigt der Fortsatz wieder mehr nach oben, so dass man erst seine Oberfläche, dann seinen optischen Längsschnitt sieht. In der Zelle sind die Nisslschollen granulär structurirt sichtbar. Die Oberfläche von Zelle und Fortsatz ist mit dunklen Knötchen besetzt. Im Winkel sieht man quergeschnittene Axencylinder und Gliafasern. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: Der Schnitt stammt von einem Block, der bei gewöhnlicher Differencirung Fibrillenbild ergab (ohne sichtbare Nisslstructur). Das hier zu Grunde liegende Präparat ist 1 Stunde lang bei 58° C. mit 1% Lösung von Ammonium-Molybdat behandelt, dann abgespült, 5 Minuten mit Wasser bei 58° C. differencirt und 10 Minuten mit Toluidinblau (1 : 3000) gefärbt.

Fig. 38. Golginetzpolster einer Purkinje'schen Zelle aus dem Kleinhirn eines Hundes. Aus demselben Schnitt wie Figur 32.

Wie das Polster die Purkinje'schen Zellen von unten her becherförmig umfasst, ist aus der Figur 32 zu ersehen. Hier ist eine oberflächlichere Ansicht des Polsters gegeben, um das Verhalten der Axencylinder zu zeigen. Die Zelle wird erst bei tieferer Einstellung sichtbar; ihr unterer Rand liegt ungefähr in der Höhe des Pfeiles. Von den an der Zelle entlanglaufenden Axencylindern ist nur der weitere Verlauf von dreien zu sehen: *a*, *b* und *c*. *c* ist kurz abgeschnitten, *a* und *b* weit zu verfolgen. Die Axencylinder theilen sich mehrfach, die Zweige werden immer dunkler und gehen schliesslich in das Netz über, das sich dreidimensional ausbreitet. Ringsherum liegen Kerne der Körnerschicht. Zeiss: Apochrom. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: wie bei Fig. 32.

Fig. 39. Randtheil der Grosshirnrinde von einem 2 Tage alten Kaninchen. Differencirung des Golginetzes *g.n* und des Füllnetzes *f.n.* — *p.m* ist die Pia mater. An diese setzt sich das Füllnetz an, während das Golginetz (wohl durch die Fixirung etwas abgehoben) sich gegen dieselbe in sich geschlossen zeigt. Dasselbe Verhalten zeigt sich bei dem kleinen Blutgefäss *bl.g* und dem Gliakern *g.k.* Das Golginetz ist diffus und breitet sich dreidimensional aus. Die Maschen sind an der Peripherie sehr weit und nehmen nach unten an Grösse schnell ab. Ebenso werden die Balken dünner. Vergrösserung und Technik wie bei Figur 35.

Fig. 40. Randtheil einer Spinalganglienzelle vom Kaninchen. Die Fibrillenbündel lassen zwischen sich Räume für die Nisslschollen frei. An einzelnen Stellen, besonders an den Knotenpunkten der Fibrillenbündel, theilen sich einzelne Fibrillen und bilden deutliche Gitter. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 8. Vergr. 1900×. Zur Beleuchtung diente ungeschwächtes Auerlicht. Der Raum zwischen Objektträger und Condensor war mit Cedernöl ausgefüllt. Methodik: wie bei Fig. 29. Schnittdicke 7,5 μ.

Fig. 41. Protoplasmafortsatz einer Olivenzelle an der Grenze der weissen Substanz vom Kaninchen. Im oberen Theil des Fortsatzes sind Fibrillen zn sehen. Das Golginetz ist zweischichtig und gegen das Füllgitter differencirt. *bl* ist ein kleines Blutgefäss. Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: wie bei Fig. 28.

Fig. 42. Theil aus der der Molekularschicht des Ammenshorns von einem 2 Tage alten Kaninchen (demselben wie Fig. 35 u. 39). Das Golginetz ist diffus und dreidimensional. An der Oberfläche der Protoplasmafortsätze ist es etwas verdichtet. Gegen die beiden Gliakerne (links oben) ist es in sich geschlossen. Durch kleine Kreuze sind einige quergeschittene Protoplasmafortsätze hervorgehoben. *A* ist ein sich verzweigender Axencylinder,

Zeiss: Apochr. 2,0 mm. Comp.-Ocul. No. 6. Methodik: wie bei Fig. 35 und 39.

Fig. 43. Kleine Ganglienzelle aus der Molekularschicht des Kleinhirns vom Hund. Diese Zellen liegen parallel zur Oberfläche zwischen den dicken Fortsätzen der Purkinje'schen Zellen. Die Fortsätze der Zelle sind nur in ihrem Anfangstheil gezeichnet. Vergrösserung und Methodik wie bei Fig. 34.

(Aus dem Kgl. Preuss. Institut für Serumforschung und Serumprüfung in Steglitz.)

Die vitale Färbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula.

Von

Dr. **L. Michaelis.**

Hierzu Tafel XXXII.

Vorliegende Untersuchungen wurden in dem Königl. Preuss. Institut für Serumforschung und Serumprüfung angestellt, auf Anregung und unter steter Beeinflussung des Herrn Geh. Medic.-Rath Prof. Dr. Ehrlich. Ich fühle mich verpflichtet, Herrn Geh. Rath Ehrlich für die kostbaren Anregungen, die ich von ihm jederzeit empfangen habe, sowie für die unerschöpfliche Liebenswürdigkeit, mit der er mir die Hilfsmittel seines Instituts und seiner privaten werthvollen Farbstoffsammlung zur Verfügung stellte, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Obgleich begreiflicher Weise schon den ersten Mikroskopikern, die sich mit dem Studium der Zelle befassten, nicht entgehen konnte, dass in vielen Zellen körnige Einschlüsse enthalten sind, so kam es doch früher nicht zu eingehenderen allgemeinen Untersuchungen über die Zellgranula, soweit sie in der normalen Zelle vorhanden sind. Viel eher lernte man die pathologischer Weise in den verschiedenartigsten Zellen auftretenden „Eiweisskörnchen" kennen, die in Verbindung mit einer allgemeinen Vergrösserung der Zelle das Wesen des von Virchow mit dem

Namen der trüben Schwellung belegten Degenerationsprocesses ausmachen. Zwar ist schon frühzeitig die granuläre Structur einzelner Zellarten in normalem Zustande erkannt worden z. B. in den Pankreaszellen (Bernhard) und den Leberzellen (Schiff). Die Ursache für die so lange dauernde Vernachlässigung der Zellkörnchen ist folgende.

In der ersten Epoche der Mikroskopie, in der man vorzugsweise die frische Zelle untersuchte, fehlte es noch an den optischen Hilfsmitteln, um die oft sehr kleinen und schwach lichtbrechenden Körnchen zur Anchauung zu bringen. In der zweiten Epoche, als die optischen und technischen Hilfsmittel vervollkommnet waren, beschränkte man sich nur allzu sehr auf die Untersuchung fixirter Zellen.

So schätzenswerth auch sonst die Fixationsmethoden sind, für die Erkenntniss der Granula konnten sie kaum etwas leisten. Was der Alkohol von den Zellen übrig lässt, das sind oft nur Trümmer; ich denke z. B. an die Leberzelle. Es genügt, ein paar frische derartige Zellen ohne jede Zusatzflüssigkeit mit der Immersionslinse zu betrachten, um alle die Körnchen zu erkennen, welche von allen Fixationsmitteln fast allein das Altmann-sche Gemisch von Kaliumbichromat und Osmiumsäure in der Weise fixirt, dass sie bei der Nachbehandlung mit Alkohol nicht zerstört werden.

Man hatte sich an das Bild, das die üblichen Fixationsmittel uns von der Zelle liefern, so gewöhnt, dass die Zelleinschlüsse, die uns die Altmann'sche Methode zeigt, und die zum allergrössten Theil auch in der frischen Zelle sichtbar sind, stark auf ihre — ich möchte sagen „Echtheit“ in Zweifel gezogen wurden (Fischer). Man muss allerdings zugestehen, dass die Untersuchung der Granula in der frischen Zelle manche Schwierigkeit bietet; daher kommt es, dass man wohl schon lange von dem „körnigen Aussehen“ des Protoplasma sprach, dass aber der Begriff des „Granulum“ uns erst handgreiflich wurde, als Ehrlich die specifischen Färbereactionen der Körnchen der Mastzellen und Leukocyten auffand, und obwohl auch sonst z. B. in den Zellen der Speicheldrüsen und der Leber Körnchen bekannt waren, so kümmerten sich die Histologen so wenig um die Granula der Leukocyten, wie die meisten Kliniker um die der anderen Zellen, bis Altmann eine Methode fand, die eine

grosse Zahl von Zellkörnchen darstellte[1]). Mit vollem Recht sind aber gegen die Beweiskraft der Altmann'schen Methode Bedenken wach geworden, da Altmann in seinem grossen Werke nur wenig dazu beigetragen hat zu beweisen, dass seine Methode keine Kunstproducte lieferte.

Er war daher gerechtfertigt, die Granula wieder in der frischen Zelle aufzusuchen und sich zu ihrer Darstellung der von Ehrlich eingeführten vitalen Färbemethode zu bedienen. Man wird freilich einwenden, dass grade die Einwirkung der Farbstoffe auf die lebende Zelle wiederum Kunstproducte schaffen kann. Es bleibt eben nichts übrig, als in jedem einzelnen Fall, wo wir eine vitale Färbung der Granula erhalten, kritisch zu Werke zu gehen, und nur das für präformirt zu halten, was man entweder in der ungefärbten, frischen Zelle von vorne herein sieht, oder was uns eine zweite, völlig verschiedene Methode in ganz gleicher Weise zeigt. Diese Entscheidung wird in Zukunft noch leichter sein, da wir in der kürzlich von Benda (Verh. d. physiol. Gesellsch. Berlin, 10. Dec. 1899) angegebenen Methode ein neues Mittel zur Darstellung der Granula besitzen.

Die Methode der vitalen Färbung.

Die erste und bis vor kurzem die einzige bekannte vitale Färbung ist die von Ehrlich entdeckte Färbung der Nerven durch Methylenblau. Die Anwendung der Färbemethode mit Methylenblau zur Darstellung der Granula wurde von O. Schultze und Mitrophanow beschrieben.

Die anderen körnchenfärbenden Farbestoffe wurden von Ehrlich eingeführt. Veröffentlicht ist bisher nur die Methode mit Neutralroth, welches er z. B. bei Kaulquappen derart anwendete, dass er sie in einer ganz dünnen (1 : 1000000) Lösung des Farbstoffs schwimmen liess, während grösseren Thieren der Farbstoff injicirt wurde (Ztschr. f. wiss. Mikrosk. 1893). Auch Galeotti (Ztschr. f. wiss. Mikr. XI) erhielt mit mehreren Farbstoffen gewisse Granula in vielen Epithelzellen gefärbt. Er machte dabei gleichzeitig die Beobachtung, dass sich das eigentliche Protoplasma nicht färbt, so lange die Zelle noch nicht abgestorben ist.

1) Dass auch diese Methode nicht etwa eine ganz allgemeine Methode zur Darstellung der Granula ist, zeigt z. B. der Umstand, dass die neutrophilen Granula der Leukocyten durch sie nicht zur Anschauung gebracht werden können.

Bei weitem nicht alle Farbstoffe vereinigen alle die Eigenschaften in sich, die sie für die vitale Färbung geeignet machen. Diese Eigenschaften sind theils specifischer, theils allgemeiner Natur. Die specifischen Eigenschaften bestehen in der Affinität zu gewissen Gewebselementen, von denen bisher Nerven und Zellgranula die wichtigste Rolle spielen, und einem gewissen Grade von Ungiftigkeit, weil sonst der Tod erfolgt, bevor der Farbstoff genügend eingedrungen ist.

An allgemeinen Eigenschaften muss man von dem Farbstoff verlangen, dass er genügend in Wasser, für eine gewisse Abart der vitalen Färbung (s. u.) auch in physiologischer Kochsalzlösung löslich ist, ferner muss der Farbstoff wegen der vielfachen alkalischen Reaction der Gewebe insofern alkalibeständig sein, als die Farbbase [1]) wenigstens etwas wasserlöslich sein muss.

Dagegen kann ein durch Alkalien hervorgerufener blosser Farbenumschlag sogar von Nutzen sein, weil durch diesen die Reaction der gefärbten Elemente ermittelt werden kann.

Man kann den Farbstoff auf verschiedene Weise zur Einwirkung auf die lebende Zelle bringen. Ich nenne vier Methoden:

1. die Injection in das Gefässsystem des lebenden Thieres.
2. Die subcutane Injection.
3. Die Resorption vom Darmcanal oder der Haut aus.
4. Die postmortale Färbung.

Die Injection in das Gefässsystem ist entweder eine einmalige Injection einer stärkeren Farblösung in eine Vene oder in das Herz, die bei weitem bessere Methode aber ist allmähliche Infusion einer ganz verdünnten Lösung in physiologischer Kochsalzlösung.

Die subcutane Injection setzt eine hohe Löslichkeit des Farbstoffes voraus, da man für sie gesättigter Lösungen bedarf. Die Resorption vom Darmcanal und der Haut wurde zuerst von O. Schultze bei Kaulquappen angewendet, indem er dem Aquariumwasser Farbstoff zusetzte. Diese Methode ist mit Vortheil nur für Wasserthiere anzuwenden.

Die vierte Methode, die ich als die postmortale bezeichnet

1) Die bisherigen Versuche sind sämmtlich mit basischen Farbstoffen ausgeführt worden.

habe, besteht darin, dass man ganz kleine, dem soeben getödteten Thier entnommene Organstückchen in eine möglichst dünne Lösung des Farbstoffes in phys. Kochsalzwasser einlegt.

Dieses Verfahren ist ähnlich der Dogiel'schen Nervenfärbungsmethode, bei der man die Organstückcken mit einer verhältnissmässig starken Lösung von Methylenblau (1:1500) betupft und, vor dem Eintrockenen geschützt, längere Zeit liegen lässt. Für die Darstellung der Körnchen ist aber entschieden die oben beschriebene Anwendung ganz verdünnter (bis 1 : 100000) Lösungen vorzuziehen, und dann genügt das einfache Betupfen nicht, sondern man bedarf einer grösseren Menge Farblösung. Der Vortheil so dünner Lösungen ist der, dass die Körnchenfärbung reiner wird, d. h. dass sich nicht auch die Zellkerne oder das Protoplasma mitfärben. Die Färbung ist als gelungen zu betrachten, wenn, abgesehen von einer ganz leichten Imbibition des Gewebes mit Farbstoff nichts als die Körnchen gefärbt sind. Sobald eine Kernfärbung oder sonstige „Nebenfärbung" eintritt, ist die Zelle als todt zu betrachten und verliert die Färbung den Character der vitalen Färbung.

Da die isolirten, überlebenden Organstückchen ein starkes Sauerstoffbedürfniss haben und die zur Anwendung gelangenden Farbstoffe meist leicht zu Leukokörpern reducirbar sind, so ist es rathsam, die Färbung in flachen Schalen vorzunehmen, in denen die Organstückchen nicht auf dem Boden einer tiefen Flüssigkeitsschicht, vom Luftsauerstoff abgeschnitten liegen, sondern in denen die Flüssigkeitsschicht die Stückchen nur gerade ausreichend bedeckt. Im anderen Falle tritt eine Reduction des in die Zellen eingedrungenen Farbstoffes statt einer Färbung ein.

Es fragt sich nur, für welche Fälle die Injection, für welche die postmortale Färbung geeigneter ist. Das ist von einer chemischen Eigenschaft des Farbstoffes abhängig. Man kann nämlich die Farbstoffe in küpenbildende und nicht verküpende eintheilen. Die küpenbildenden Farbstoffe haben die Eigenschaft, dass ihre Leukokörper durch die blosse Berührung mit der Luft wieder in die ursprünglichen Farbstoffe zurückverwandelt werden, während die Leukokörper der nicht verküpenden Farbstoffe entweder gar nicht wieder zu Farbstoffen zurückoxydirt werden können, oder bei der Oxydation einen anderen Farbstoff liefern.

Zu der ersten Klasse gehören z. B. die Thiazine (Methylenblau, Thionin), zur zweiten die Azofarben (Bismarckbraun, Congoroth).

Wenn man nun eine Injection mit einem Farbstoff macht, so dringt dieser in die Gewebe ein und wird von den Gewebselementen, zu denen er Affinität hat, angezogen, oder, falls er keine specifische Affinität hat, imbibirt er das Gewebe diffus. Allmählich wird er aber von den trotz der besten Blutzufuhr stets in Sauerstoffunterbilanz befindlichen Zellen theilweise oder sogar völlig reducirt, und damit entfärbt. Die Leukokörper bleiben aber nicht an den Elementen haften, die der Farbstoff bevorzugte, sondern sie imbibiren das ganze Gewebe diffus. Daraus resultirt eine Ueberschwemmung der Gewebe mit dem Leukokörper. Setzt man nun die so beschaffenen Gewebe der Luft aus, so wird sich auch nur in dem Fall die ursprüngliche Färbung wiederherstellen, dass der Farbstoff küpenbildend ist; ja dann wird sogar die specifische Färbung sich nicht nur wiederherstellen, sondern sie wird intensiver werden als sie ursprünglich war (cfr. das Sauerstoffbedürfniss von Ehrlich, 1885). War der Farbstoff aber nicht küpenbildend, so ist die Färbung mit der Reduction für immer verloren. Man kann somit zwischen einer directen Färbung unterscheiden, die einfach durch das Eindringen des Farbstoffes in das Gewebe zu Stande kommt, und einer indirecten Färbung, die aus einer Ueberschwemmung der Gewebe mit dem Leukokörper und nachträglicher Oxydation besteht, und die nur bei Küpen bildenden Farbstoffen möglich ist. Es lässt sich leicht verstehen, dass die indirecte Färbung viel werthvoller ist, als die directe. Die directe Färbung kann niemals eine gewisse Intensität überschreiten, weil fortwährend Farbstoff reducirt wird; ja nach dem Tode des Thieres und somit dem Stillstand des Respirationsapparates kann die Reduction so plötzlich und vollständig eintreten, dass man bei der Section von der directen Färbung nichts mehr zu sehen bekommt.

Daraus folgt, dass die Vortheile der vitalen Injection eines Farbstoffes nur dann voll zur Geltung kommen, wenn dieser Farbstoff leicht verküpt, dass also bei nicht verküpenden Farbstoffen die Injection vor der viel bequemeren postmortalen Färbung zum mindesten keinen Vortheil, wohl aber Nachtheil bietet.

Chemisches über die angewandten Farbstoffe.

Unter einer sehr grossen Zahl von Farbstoffen haben sich drei Typen als besonders geeignet für die Körnchenfärbung herausgestellt.

1. Die Thiazine.
2. Die Phenazine.
3. Die Safraninazofarbstoffe.

Unter den Farbstoffen der ersten Gruppe ist wegen seiner Löslichkeit und Alkalibeständigkeit das Methylenblau der geeigneteste. Chemisches über dasselbe anzugeben, ist wohl überflüssig, nur sei erwähnt, dass stets mit zinkfreiem Methylenblau von den Höchster Farbwerken gearbeitet wurde. Das Concentrationsoptimum für die postmortale Färbung ist etwa 1:50000.

Unter den Phenazinen ist das geeigneteste das Neutralroth (Dimethyldiamidotoluphenazin). Seine Base ist gelb und etwas wasserlöslich. Das Neutralroth ist sehr wenig in physiologischer Kochsalzlösung löslich (weit weniger als 1:1000), aber doch bei weitem genügend für die postmortale Färbung. Das Optimum der Concentration ist etwa 1:50000.

Dieselben biologischen wie chemischen Eigenschaften hat das um zwei Methylgruppen ärmere symmetrische Diamidotoluphenazin, während das rothviolette Diaethyldimethyldiamidotoluphenazin wegen der sehr geringen Löslichkeit seiner (ebenfalls gelben) Base unbrauchbar ist.

Der Leukokörper des Neutralroths ist schwer löslich und krystallisirt häufig in den Geweben in büschelförmig angeordneten Nadeln aus, die nicht völlig farblos sind, sondern ein der Farbbase ganz ähnliches Gelb besitzen.

Das Neutralroth wird durch Alkalien, auch kohlensaure Alkalien gelb gefärbt, während Säuren ihm ein fuchsinartiges Roth verleihen. Es wird daher in Zukunft noch als vorzüglicher biologischer Indicator Verwendung finden.

Die Safraninazofarbstoffe haben im Molekül zwei chromophore Gruppen, die für die Safranine charakteristische Azoniumgruppe und die Azogruppe. Sie werden dargestellt, indem man ein Safranin diazotirt und an ein Phenol oder ein Amin kuppelt.

Es hat sich nun herausgestellt, dass von den sehr zahlreichen

untersuchten Farbstoffen aus dieser Gruppe nur zwei spezifische Körnchenfarbstoffe sind; nur von einem liess sich die genaue Constitution in Erfahrung bringen. Es ist das *Diaethylsafraninazodimethylanilin* von der Constitution:

N

$(C_2H_5)_2N$— N=N— —$N(CH_3)_2$

N Cl

Dieser Farbstoff ist dunkelgrün, leicht löslich, alkalibeständig, aber als Azokörper nicht verküpbar. Er kommt von den Höchster Farbwerken unter dem Namen „Janusgrün" in den Handel. Reducirt man ihn mit Zinkstaub im Reagenzglas, so wird er erst roth, dann farblos.

Die erste Reaction zeigt die Sprengung der Azogruppe an, die zweite die Reduction der Azoniumgruppe. Durch nachträgliche Oxydation wird die rothe Farbe des Safranins leicht wiederhergestellt, während die grüne Farbe nicht wiederkehrt. *Derselbe Process findet auch im Organismus statt.* Das wunderbarste an diesem Farbstoff ist aber, dass er, ähnlich dem Methylenblau, die Nerven färbt, nur dass er wegen seiner Unverküpbarkeit dem Methylenblau gegenüber im Nachtheil ist. Herr Geheimrath *Ehrlich* hat darüber in der Sitzung des Vereins für innere Medicin vom 1. Dec. 1898 berichtet.

Aendert man das Molekül des Farbstoffes nur ganz wenig, nimmt man statt des Diaethyl- ein Dimethyl-Safranin, so ist die körnchenfärbende Eigenschaft sofort vernichtet. Das Concentrationsoptimum für die postmortale Färbung ist etwa 1 : 30000.

Der bei der Verküpung entstehende rothe Safraninfarbstoff hat keine Verwandtschaft zu Körnchen oder Nerven, mit Ausnahme der Körnchen der Nierenepithelien.

Beobachtet man die Reduction unter dem Mikroskop, so sieht man, dass mit dem allmählichen Abblassen der grünen Körnchenfärbung eine ganz leichte *diffuse* Röthung des Präparats entsteht, die späterhin auch abblasst. Die Nierenkörnchen dagegen halten die rothe Reductionsstufe noch fest.

In fast allen Zellarten lassen sich Körnchen mit Hilfe der vitalen Färbemethode darstellen, und es wäre jetzt meine Aufgabe, die Reaction der einzelnen Organe gegen die Farbstoffe im Einzelnen zu untersuchen. Da ich aber äusserer Verhältnisse wegen die Untersuchung abbrechen musste, so will ich im Folgenden nur diejenigen Organe besprechen, mit denen ich mich bisbisher am Genauesten befasst habe. Ich verweise im Uebrigen auf die Darstellung der Granula der Darmepithelien, wie sie O. Schultze durch Methylenblau bei Kaulquappen erreicht hat, ferner auf die Untersuchungen von Mitrophanow (Biol. Centralbl. 1889) und Galeotti (Zeitschr. f. wiss. Mikr. XI).

1. Die Granula der Leberzellen.

In der Leberzelle wurden Körnchen schon von Schiff (Arch. f. physiol. Heilkunde 1857 p. 263) beschrieben. Schiff hielt sie für Glykogenkörnchen, was Bock und Hofmann (Virchows Archiv LVI p. 201) als Irrthum erkannte. Später wurden diese Körnchen von Ehrlich (in Frerichs, Zeitschr. f. klin. Med., 1883) beschrieben, und in neuester Zeit hat Altmann ihnen eine ausführliche Untersuchung gewidmet.

Ich möchte hier nur eine neue Darstellungsmethode dieser Körnchen den bisherigen hinzufügen. Gelegentlich einiger Methylenblauinjectionen fiel es mir auf, wie wohl schon vielen anderen Beobachtern, dass die Leber eine grosse Menge des Farbstoffes zurückbehält. Wenn man z. B. einem narkotisirten Meerschweinchen die Bauchhaut abpräparirt, durch ein in das Bauchfell geschnittenes Fenster eine Darmschlinge vorfallen lässt und durch ein zweites Fenster die Leber beobachtet, und nun in eine Mesenterialvene eine stärkere Methylenblaulösung injicirt, so beobachtet man im Augenblick der Injection eine starke Bläuung der Leber, die zu intensiv ist und zu lange andauert, als dass sie nur auf der Färbung des Blutes in den Gefässen beruhen könnte. Die mikroskopische Betrachtung zeigt, dass die Bläuung auf einer Färbung der Zellgranula beruht. Fig. 1 zeigt solche Zellen. Unter dem Deckglas blassen sie aber sehr rasch ab, werden aber an den äussersten Rändern des Präparates allmählich wieder gebläut. Bei dieser Verküpung kann zweierlei eintreten. Entweder ist die Zelle noch lebensfähig und sind die Körnchen noch unverändert; dann tritt wieder eine reine Körnchenfärbung

ein, bei völlig negativer Kernfärbung, oder die Zelle ist inzwischen abgestorben, und dann tritt zuerst eine Färbung des Kernes, später auch des Protoplasmas ein, während die Körnchen den Farbstoff nicht mehr bevorzugen. Mitunter erscheinen sogar dann die Körnchen als helle Flecke auf blauem Grunde: eine negative Körnchenfärbung. Vom Kern färbt sich zuerst immer das Kernkörperchen.

Viel bequemer und auch sicherer als die intravenöse Injection des Farbstoffes ist die subcutane Injection. Man giebt einer ausgewachsenen Maus in Abständen von 10 Minuten bis 3 mal je 1 ccm concentrirter Methylenblaulösung subcutan. Es tritt dann eine äusserlich sichtbare Blaufärbung der Zunge und der Conjunctiva ein. Sobald die Maus die Hinterbeine von sich streckt oder in Krämpfe verfällt, wird sie getötet. Die Leber ist dann tief blau und bietet das beschriebene mikroskopische Bild, besonders wenn man kleine Stückchen der Leber in der feuchten Kammer eine Weile der Luft aussetzt. Uebrigens sind die Körnchen nicht an allen Stellen der Leber gleich gut, sondern es tritt auch an manchen Stellen schon während des Lebens ein localer Zelltod mit Kernfärbung und Aufhören der reducirenden Eigenschaften ein.

Die postmortale Färbung gelingt gerade bei der Leber nicht so leicht, immer nur an ganz beschränkten Stellen und nach sehr langer Einwirkung einer Methylenblaulösung im Verhältniss von 1:50000. Auch mit Safraninazodimethylanilin lassen sich Körnchen der Leberzellen darstellen, aber durch die subcutane Methode aus oben erwähnten Gründen weniger gut als durch Methylenblau.

Beim Frosch gelingt die Färbung der Leberkörnchen viel schwieriger als bei den Säugethieren; am leichtesten noch durch subcutane Injection von 1 ccm conc. Lösung von Safraninazodimethylanilin.

Die Form der Leberkörnchen ist bei der Maus und dem Meerschweinchen in den meisten Fällen regelmässig kugelrund. Sie sind gleichmässig in der Zelle vertheilt und lassen nur für den Kern und die Fetttröpfchen grössere Lücken frei. Mitunter aber haben die Granula stellenweise die Form von kurzen, geraden Stäbchen. Unter welchen Bedingungen das der Fall ist, habe ich nicht ermitteln können. Es hat jedenfalls nichts mit dem

Ernährungszustand zu thun, wie man mit Rücksicht auf die Altmann'schen Angaben für die Froschleber vermuthen könnte. Denn sowohl solche Mäuse, die bis zur Erschöpfung gehungert hatten, als auch solche, die stark gemästet waren, deren Leber von Fett strotzte, zeigten nur runde Granula.

Während die bisher beschriebenen Körnchen mit aller Sicherheit präformirte Gebilde sind, weil sie auch im ungefärbten Zustand zu erkennen sind, so kommen wir jetzt zu einer zweiten Art von Körnchen in der Leberzelle, über deren Echtheit sich noch nichts Bestimmtes aussagen lässt, weil sie weder in der ungefärbten Zelle sichtbar sind, noch durch irgend eine andere Methode als die zu besprechende dargestellt werden können. Allerdings erhält man sie mit dieser Methode mit so grosser Constanz, dass sie sicherlich der Beobachtung werth sind.

Die Methode ist die Färbung mit Neutralroth; am besten durch subcutane Injection einer Maus mit 1 ccm concentrirter wässriger Lösung. Nach einer Stunde ist die Reaction mit Sicherheit eingetreten. Alle Leberzellen haben dann nämlich in ihrer peripheren Zone einen Kranz sehr kleiner rother Körnchen (Fig. 2). Die durch Methylenblau gefärbten Körnchen haben zum Neutralroth gar keine Verwandtschaft.

Ausser durch Neutralroth erhält man die Körnchen auch durch das um zwei Methylgruppen ärmere s. Diamidotaluphenazin. Auch bei der postmortalen Färbung in einer Neutralrothlösung 1: 50000 erhält man sie. Ja sogar wenn man die postmortale Färbung mit Methylenblau oder Safraninazodimethylanilin anwendet, so missglückt mitunter die vorhin beschriebene Körnchenfärbung und man erhält das typische Bild der mit Neutralroth darstellbaren Körnchen, die ich als Randkörnchen, im Gegensatz zu den anderen, den Centralkörnchen bezeichnen möchte.

Dass man an der Leberzelle eine periphere Schicht erkennen kann, die frei ist von den centralen Körnchen, hat schon Ehrlich nachgewiesen, indem er Leberzellen auf dem Deckglas antrocknete und ein typisches Trockenpräparat herstellte. Die peripheren Körnchen sind noch nicht beschrieben worden, und es bleibt nur übrig die Gründe für und gegen die Annahme der Präformation dieser Körnchen auseinanderzusetzen. Es ist immerhin auffällig und spricht einigermassen für die Präformation, dass

es gelingt, mit drei so verschiedenen Farbstoffen, wie dem Neutralroth, dem Methylenblau und dem Safraninazodimethylanilin die Körnchen in genau derselben Anordnung in der Zelle, derselben Grösse und Form zu erhalten, und zwar mit allen nur in der Leber der Maus und des Meerschweinchens, dagegen nicht in der Leber der Kreuzotter, des Frosches und des Triton. Beim Frosch und Triton erhält man aber besonders schön mit Safraninazodimethylanilin sehr häufig eine prachtvolle Färbung der Gallencapillaren, die aus sehr feinen dicht gedrängten Farbkörnchen besteht. In diesem Fall ist es sicherlich ein Niederschlag, den der Farbstoff mit irgend einem Gallenbestandtheil bildet. Das brachte mich darauf, ob vielleicht auch bei der Maus die Randkörnchen als unlösliche Verbindungen eines Gallenbestandtheils mit dem Farbstoff anzusehen seien. Mein Augenmerk richtete sich zunächst auf die Gallensäuren, und ich fand in der That, dass das taurocholsaure Natron mit Neutralroth eine, wenn auch nicht ganz complete Fällung giebt, offenbar von taurocholsaurer Neutralrothbase. Auch Methylenblau giebt mit taurocholsaurem Natron eine, wenn auch noch weniger complete Fällung. Safraninazodimethylanilin erhält dagegen durch taurocholsaures Natron eine geringe Fluorescenz, ohne einen wesentlichen Niederschlag zu geben. Bei diesen Versuchen wurden die Farblösungen im Verhältniss 1:1000, die Lösung des gallensauren Natrons 1:300 verwendet. Wenn also diese Versuche nicht zu einer bestimmten Auffassung der Körnchen geführt haben, so kommt nun noch dazu, dass das salzsaure Fuchsin mit taurocholsaurem Natron einen sehr dicken, flockigen Niederschlag bildet, die Leber der Maus dagegen völlig ungefärbt lässt bei postmortaler Färbung.

Ich ziehe es deshalb vor, über das Wesen der Randkörnchen noch keine feste Meinung zu fassen.

2. Die Speicheldrüsen.

Die vitale Körnchenfärbung der Speicheldrüsen habe ich am genauesten bei der Maus untersucht. Es ist daher angebracht, erst eine Beschreibung des mikroskopischen Baues dieser Drüsen zu geben. Ich will dies nicht nach fixirten und gefärbten Präparaten thun, obwohl ich alle meine Befunde an solchen nachgeprüft habe, sondern einfach beschreiben, was man an frischen Quetschpräparaten sieht, gleichzeitig um dadurch den Beweis zu

liefern, dass man des Gefriermikrotoms nicht bedarf, um frische Speicheldrüsen aufs genaueste zu analysiren.

Das Pankreas unterscheidet sich nicht von dem anderer Säugethiere. Eine genauere Beschreibung derselben ist für den Fachmann überflüssig. Die Verminderung der Körnchen auf Pilocarpin-Injection lässt sich beobachten, wenn man einer Maus 1 mg Pilocarpin injicirt und nach etwa drei Stunden zur Untersuchung tödtet.

Die Parotis der Maus ist eine sehr instructive Drüse. Die secernirenden Drüsenzellen sind im Füllungszustande mit einer Menge von Körnchen gefüllt, die ein wenig kleiner als die des Pankreas, aber ebenfalls stark lichtbrechend sind. Die Anordnung der Körnchen in der Zelle ähnelt der im Pankreas darin, dass sie besonders die Innenzone der Zelle erfüllen; nur ist die Grenze der Innen- und Aussenzone nicht so scharf wie beim Pankreas. Die Zellgrenzen sind sehr scharf contourirt. Auf Pilocarpin reagiren diese Zellen derart, dass die Körnchen erst geringer an Zahl werden, und dann durch eine neue Generation von Körnchen ersetzt werden, die kleiner und schwächer lichtbrechend sind. Ausserdem treten nach Pilocarpininjection grosse, unregelmässig runde Secrettropfen in den Zellen auf.

Die Submaxillaris der Maus ist eine grosse Drüse und besteht aus zwei ganz verschieden gebauten Lappen, einem vorderen und einem hinteren.

Der vordere Lappen ist genau so gebaut, wie die Parotis. Seine Abgrenzung gegen den hinteren Lappen ist nicht scharf zu erkennen.

Der hintere Lappen besteht aus einem Geflecht zweier verschieden gebauter Arten von Tubuli.

Die einen sind aus Zellen zusammengesetzt, die im Ruhezustand völlig, d. h. nicht allein in der Innenzone, mit sehr grossen kugelrunden und stark brechenden Körnchen vollgestopft sind (Fig. 3). Die Zellgrenzen sind im frischen Präparat sehr scharf zu erkennen. Auf Pilocarpin reagiren diese Zellen höchst eigenthümlich (Fig. 4). Zuerst werden die dem Lumen benachbarten Körnchen ausgestossen, während gleichzeitig die übrigen Körnchen nach der Innenzone der Zelle nachrücken. Bald darauf treten in der nun körnchenfrei gewordenen Aussenzone der Zelle sehr zahlreiche, zierliche, sehr regelmässige Stäbchen auf, die senkrecht

zur Membrana propria stehen — ein von den Zellen der Harn- und Speichelröhrchen genugsam bekanntes Bild.

Das nächste Stadium besteht darin, dass jedes dieser Stäbchen in eine Reihe sehr kleiner, aber unter sich ganz gleichmässig grosser Körnchen zerfällt. Jetzt befinden sich in der Zelle zwei Generationen von Secretkörnchen: die alten grossen, jetzt nur noch an der Innenzone der Zelle liegenden Körnchen, und die jungen kleinen, in der Aussenzone gelegenen Körnchen. Die jungen Körnchen vergrössern sich in dem Maasse, wie die alten ausgestossen werden, und zwar derart, dass sie untereinander stets genau gleich gross bleiben. Wenn die alte Generation der Körchen ganz ausgestossen ist, dann ist der ursprüngliche Zustand der Zelle wieder hergestellt. Ich werde diese Zellenart im Folgenden als die „grobgranulirten Zellen“ bezeichnen.

Die anderen Tubuli des hinteren Lappens der Submaxillaris bestehen aus Zellen, deren Grenzen nur unter günstigen Umständen erkannt werden, und in denen man an guten Stellen des Präparates ganz matte Körnchen, oder meist aber ein negatives Bild von Körnchen, ein Netzwerk erkennen kann. Das sind die Schleimzellen. Auf Pilocarpin reagiren sie vor allem dadurch, dass zahlreiche grosse, unregelmässig runde Secrettropfen in ihrem Innern auftreten. Die Veränderungen an den Körnchen sind wegen ihres schwachen Lichtbrechungsvermögens schwer zu beobachten.

Nach innen von der Submaxillaris, von dieser völlig bedeckt, liegt zu beiden Seiten der Luftröhre noch eine rothgelbe, ziemlich grosse Drüse, deren mikroskopischer Bau sich von dem der Speicheldrüsen unterscheidet. Sie besteht aus Acinis, die kein Lumen besitzen, sondern ganz und gar von grossen Zellen erfüllt sind mit einem netzartigen Protoplasma, in dessen Maschen eine fettartige Substanz liegt. Es handelt sich also nicht um eine Speicheldrüse. Auch habe ich keinen Ausführungsgang finden können.

Wie die oben gegebenen Beschreibungen zeigen, kann man an dem ungefärbten Präparat bei den Speicheldrüsen eine grosse Zahl von Körnchen unterscheiden, um die es nicht lohnte, die vitale Färbung in Anwendung zu bringen. Nur der Vollständigkeit halber will ich erwähnen, dass die Granula sich bei der postmortalen Färbung am leichtesten mit Neutralroth, dann mit

Methylenblau, bei langer Einwirkung schliesslich auch mit Safraninazidomethylanilin und mit vielen anderen Farbstoffen färben.

Während sich also diese Körnchen mit allen möglichen Farbstoffen anfärben lassen, komme ich jetzt zu einer Art von Zelleinschlüssen, die nicht in der ungefärbten Zelle sichtbar sind, und eine ganz specifische Affinität zum Safraninazodimethylanilin, und zwar ganz allein zu diesem, besitzen. Wenn man nämlich ein Stückchen der Parotis in der beschriebenen Art und Weise in einer Lösung dieses Farbstoffes in physiologischem Kochsalzwasser im Verhältniss von 1:30000 färbt, so tritt schon nach 40 Minuten das in Fig. 6 wiedergegebene Bild hervor. Die Reaction geht stets mit voller Sicherheit vor sich; nur darf man natürlich nicht erwarten, dass eine Durchfärbung des ganzen, wenn auch noch so kleinen Drüsenstückes eintritt.

Die auf diese Weise dargestellten Zelleinschlüsse sind kleine Fädchen oder Stäbchen, welche in grosser Menge in einer Zelle liegen. Die meisten sind leicht eingekrümmt, einige gerade gestreckt, andere stärker eingeknickt, wieder andere sind so stark eingeknickt, dass sich die beiden Enden fast berühren, und ferner finden sich in wechselnder Menge kleine Ringe, die durch Einbiegung der Fädchen entstanden zu sein scheinen. An Stelle der Ringelchen sieht man bisweilen auch kleine Dreieckchen oder andere, schwer definirbare Figuren.

Der erste Eindruck, den eine so gefärbte Zelle bietet, ist der, als ob sie mit Bacillen besät sei. Diese Fädchen finden sich im Pankreas, in der Parotis und in dem vorderen, der Parotis gleichgebauten Lappen der Submaxillaris der Maus. In dem hinteren Abschnitt der Submaxillaris dagegen finden sie sich nur in den mattgraunulirten Schleimzellen, dagegen nicht in den grobgranulirten Zellen; die Stäbchen, die bei der Reizung in diesen Zellen auftreten, färben sich nicht mit Safraninazodimethylanilin.

Von den Speicheldrüsen anderer Thiere zeigten folgende ähnliche Fädchen. Beim Frosch gelang es, allerdings unter vielen Versuchen nur einmal, nach intravenöser Injection des Farbstoffes (2×1,5 ccm einer 4 fach verdünnten concentrirten Farblösung) im Pankreas sehr schöne und grosse Fädchen zur Anschauung zu bringen.

Bei Triton täniatus zeigte das Pankreas nach Färbung

in einer Farblösung 1:50000 ein prachtvolles Bild sehr langer bogenförmiger bis ganz kurzer Fädchen. Sehr oft missglückte die Färbung.

Der Igel hat im Pankreas, in der Submaxillaris, der Retrolingualis und der Parotis Fädchen.

Beim Kaninchen fand ich Fädchen im Pankreas, in der Submaxillaris, Parotis.

Bei der Ratte in denselben Drüsen.

Beim Meerschweinchen im Pankreas, im medialen wie im lateralen Lappen der Submaxillaris, in der Parotis (wenn man überhaupt den kleinen vor dem Ohr gelegenen Lappen der äusseren Submaxillaris als Parotis bezeichnen will).

Die Fädchen sind also für eine grosse Zahl von Drüsen charakteristisch und es muss nur noch der Beweis geliefert werden, dass man es hier wirklich mit präformirten Gebilden zu thun hat.

Diesen liefert der Umstand, dass bei einigen dieser Drüsen auch die Altmann'sche Methode diese Fädchen zeigt, am leichtesten wohl in der Submaxillaris des Meerschweinchens, und dass ferner schon Heidenhain (Hermann's Handbuch, V) fädige Gebilde im Pankreas beschreibt, die er durch Maceration der Zellen erhalten hat.

Die von Solger beschriebenen Basalfilamente sind dagegen sicherlich nicht identisch mit den Fädchen.

Die Anordnung der Fädchen in der Zelle ist bei jeder Drüse eine charakteristische. Ich will sie nur bei Drüsen der Maus beschreiben.

Im Pankreas liegen die Fädchen ganz vorzugsweise an den Rändern der Zelle, mit Ausnahme des innern, von den sog. Zymogenkörnchen eingenommenen Randes. Die Ringelchen dagegen, und auch einige Fädchen liegen mehr im Innern der Zelle.

Die an dem Basalrand der Zelle gelegenen Fädchen sind im Allgemeinen dem optischen Querschnitt der Membrana propria parallel gerichtet, die an den Seitenrändern der Zelle liegenden Fädchen sind diesen parallel.

In der Parotis ist häufig die Anordnung sehr ähnlich, indem der Querschnitt der Zelle von einem Kranz von Fädchen umgeben scheint. Die Fädchen liegen aber stets in der Zelle, wenn auch sehr nahe dem Zellrande. Andere male liegen die

Fädchen in der ganzen Zelle zerstreut. Von welchen Umständen die verschiedenartige Vertheilung abhängt, vermag ich nicht zu sagen; jedenfalls gehen diese Lageveränderungen nicht einfach dem Secretionsstadium parallel.

Die Fädchen in den Schleimzellen der Submaxillaris bieten kein so schönes Bild wie im Pankreas und in der Parotis. Sie färben sich schwerer an und sind unregelmässig gestaltet. Bisweilen ist auch hier eine kranzartige Anordnung zu erkennen.

Ich habe mich lange bemüht, die Bedeutung der Fädchen für den Secretionsvorgang klar zu legen, ohne zu einem constanten Ergebniss zu kommen. Altmann giebt für die in der Parotis der Katze befindlichen fädigen Gebilde an, dass sie bei einem gewissen Stadium der Pilocarpinreizung in junge Secretkörnchen zerfielen.

Sicherlich giebt es Fädchen und stäbchenartige Gebilde in der Zelle, die bei gewissen Secretionstadien sich plötzlich in eine Reihe von Körnchen auflösen, wie ich z. B. oben bei den Stäbchen der grobgranulirten Zellen beschrieben habe und es noch von den Stäbchen der Nierenepithelien hinzufügen kann, die sich durchaus nicht immer als Körnchenreihen erweisen. Aber bei den Fädchen im Pankreas und den Speicheldrüsen ist es mir trotz aller Voreingenommenheit, es sehen zu wollen, nicht gelungen, den gleichen Vorgang zu beobachten.

Ich untersuchte viele Drüsen von Mäusen, die bis zur Erschöpfung gehungert hatten, oder einen Tag lang in einem völlig leeren Glas gelebt hatten, indem sie nicht einmal Papier zum benagen hatten, andererseits die Drüsen von Mäusen, welchen Pilocarpin (gewöhnlich (0,001) oder Eserin (0,0001) injicirt wurde, in allen möglichen Zeiträumen nach der Injection; Drüsen, die von Secretkörnchen strotzten, und solche, die fast gar keine Secretkörnchen enthielten: niemals habe ich eine constante Veränderung an den Fädchen feststellen können; ja nicht einmal die Häufigkeit der Ringelchen, die zwischen weiten Grenzen schwankt, erwiess ich als vom Secretionszustand abhängig.

Und doch giebt es eine Thatsache, welche für den genetischen Zusammenhang der Secretionskörnchen mit den Fädchen spricht. Da sich die Secretionskörnchen leicht mit Neutralroth färben, so versuchte ich eine Doppelfärbung der Zellen in folgen-

der Lösung. Janusgrün-Lösung (1 : 1000) 1,0; Neutralrothlösung (1 : 1000) 0,67; 0,85 % Kochsalzlösung ad 40.

Hierin färben sich die Fädchen stets grün, die ausgebildeten Secretkörnchen stets roth, ausserdem sieht man im Pankreas, besonders in dem äusseren Abschnitte der Zellen kleinere, offenbar jüngere vereinzelte Secretkörnchen, welche theils roth, theils grün sind. Auch die Ringelchen werden theils roth, theils grün.

Nun besteht aber kein scharfer Unterschied zwischen den Ringelchen und den jungen Secretkörnchen, da man oft Uebergänge zwischen diesen beiden Granulaformen sieht. Da aber andererseits weiter oben wahrscheinlich gemacht wurde, dass die Ringelchen in einem genetischen Zusammenhang mit den Fädchen stehen, so würde es hiermit sehr wahrscheinlich werden, dass die Körnchen in letzer Instanz von den Fädchen abstammten. Ich weiss wohl, dass ich mich hiermit in einen Gegensatz setze zu der von Ogata (Arch. f. Physiol. 1883) behaupteten Entstehungsweise der Pankreaskörnchen, welcher sie von den Nebenkernen ableitet, die ihrerseits aus Nucleolen entstehen sollen; ein Befund, der von Galeotti (Internat. Monatsschr. für Anat. u. Physiol. 1895) nicht völlig bestätigt wurde. Auch dieser nimmt jedoch eine Auswanderung der Körnchen aus dem Kern an. Die Beobachtungen dieser beiden Autoren bedürfen aber einer Nachprüfung, da sie die Fädchen nicht berücksichtigt haben, weil sie noch keine Methode zu ihrer Darstellung kannten.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXII.

Fig. 1. Leberzellen der Maus, durch subcutane Injection von Methylenblau gefärbt.

Fig. 2. Leberzellen der Maus, durch subcutane Injection mit Neutralroth gefärbt.

Fig. 3. Submaxillaris der Maus; Tubulus mit grobgranulirten Zellen im Füllungszustande.

Fig. 4. Ebenso, 4 Stunden nach Injection von 1 mgr Pilocarpin.

Fig. 5. Pankreas der Maus, postmortal mit Safraninazodimethylanilin gefärbt.

Fig. 5. Parotis der Maus, dieselbe Färbung.

(Aus dem Anatomisch-biologischen Institut zu Berlin.)

Zur Frage nach dem Vorhandensein von Nerven an den Blutgefässen der grossen Nervencentren[1].

Von

cand. med. **R. Rohnstein.**

Mit 1 Figur am Schluss des Textes.

Zu den mikroskopisch-anatomischen Untersuchungen am Grosshirn, Kleinhirn, Rückenmark und verlängerten Mark, deren Resultate im Folgenden kurz mitgetheilt werden sollen, wurde ohne Ausnahme frisches Material verwandt; dieses setzte sich aus Fröschen, Kaninchen, Ratten, Meerschweinchen, einem Hund und einem Kater zusammen. Von der grossen Zahl der Methoden, die zum Nachweis von Nerven dienen, kamen zur Anwendung: die Sihler'sche Hämatoxylin-Methode, das schnelle Golgi-Verfahren, Goldchlorid-Methoden, die verschiedenen Methylenblau-Methoden und Combinationen des Osmium- und Methylenblau-Verfahrens.

Bei dem mit der Sihler'schen Hämatoxylin-Färbung behandelten Material konnten Nervenfasern an oder in den Wandungen der genannten Gefässe nicht gesehen werden, selbst nicht bei denen der Pia mater. Dasselbe Ergebniss lieferten die Goldmethoden. Hier jedoch erschienen an einer ganzen Anzahl kleiner und mittelgrosser Gefässe der nervösen Organe die Grenzen der Endothelzellen stark markirt, so dass sie dem Verf. an manchen Stellen zuerst als ein weitmaschiges feines Fasernetz imponirten, namentlich da, wo die Kerne der Endothelzellen gar nicht zu erkennen waren. Erst dadurch, dass man an anderen Stellen, da, wo die Endothelzellkerne stärker hervortraten und die

1) Diese Mittheilung stellt die Ergebnisse der von der medic. Facultät der Berliner Universität für das Jahr 1898/1899 gestellten und mit dem Königlichen Preise gekrönten Preisaufgabe dar.

Zellen selbst kräftiger gefärbt waren, die Zellgrenzen z. Th. als nur streckenweis punktirt, streckenweis gar nicht erkennbar und streckenweise als kontinuirliche, mitunter etwas varicöse Linien beobachten konnte, wurde die Bedeutung und das Zustandekommen dieses Netzes klar gelegt, das, wie bemerkt, an einigen Stellen recht gut und gleichmässig ausgebildet war und wohl einen feinen Nervenplexus vortäuschen konnte.

Das schnelle Golgi-Verfahren führte ebenfalls nicht zum Nachweis von Gefässnerven an den genannten Organen. Die Blutgefässe waren hier zum Theil — namentlich die grösseren — dunkelbraun bis schwarz imprägnirt. Doch auch wo dies nicht der Fall war, wo ihre Wandungen als solche gut zu erkennen waren, besonders an quergeschnittenen, wurde nicht ein einziges Mal gesehen, dass eine Nervenfaser in der Gefässwandung verlief oder in sie eintrat, trotzdem viele Präparate durchmustert wurden. Selbst da, wo überhaupt sehr viel Nervenfasern imprägnirt waren, so dass man auf den ersten Blick ein unentwirrbares Knäuel wahrzunehmen glaubte, konnte man doch bei sorgfältiger Beobachtung und bei der Einengung des Gesichtsfeldes durch Ehrlich-Zeiss'sche quadratische Einsatzblenden jede einzelne Faser in ihrem Verlauf verfolgen und dadurch feststellen, dass auch nicht eine Faser, die an das Gefäss herantrat, sich ganz in der Nähe oder im Verlauf des Gefässes hielt, sondern dass sie stets ihren Weg unabhängig von dem des Blutgefässes wählte, bald über oder unter ihm hinwegzog, bald nach derselben Richtung hin, von der sie an das Gefäss herangetreten war, wieder abbog. Selbstverständlich konnte man auch mitunter, namentlich in den peripheren Schichten, wo Gefässe und Nerven einigermaassen gleichgerichtete Bahnen haben, Nervenfasern ihren Weg parallel dem Gefäss nehmen sehen. Allein ein wirklich streng paralleler Verlauf beider kam sehr selten zu Gesicht, und dann war die Unabhängigkeit von Gefäss- und Nervenfaserverlauf daran zu erkennen, dass nach kürzerem oder längerem gemeinsamen Verlauf einer von beiden Theilen seinen Weg die Schnittebene verliess und so mit scharf bestimmter Grenze aufhörte, während der begleitende Theil seine ursprüngliche Richtung noch weiter behielt. Ebensowenig hat Verf. ein perivasculäres Netz von Nervenfasern beobachten können. An allen Stellen, an welchen scheinbar um ein Blutgefäss herum netzförmig angeordnete Nerven-

fasern gesehen wurden, löste sich dieses Netz bei genauer Durchmusterung in einzelne über und untereinander verlaufende Fasern auf; nicht einmal wurde ein wirkliches Netz mit anastomosirenden Maschen beobachtet. Ferner befanden sich in den Fällen, wo Gefässe scheinbar mit perivasculärem Nervenplexus umgeben waren, auch in den Zwischenräumen zwischen den Gefässen so überaus viele Nervenfasern und Fäserchen, dass es nicht Wunder nehmen kann, dass an diesen Stellen auch in der unmittelbaren Nachbarschaft der Gefässe viele Nervenfasern verliefen. Dass die Endothelzellgrenzen in den Blutgefässen leicht zu erkennen oder gar Nervenplexus vorzutäuschen im Stande waren, konnte Verf. nicht bemerken.

Die Methylenblaufärbung wurde in verschiedenen Modifikationen angewendet. Ueberlebendes Material wurde auf dem Objektträger gefärbt, subcutane und intraarterielle Injectionen von Methylenblaulösungen verschiedener Stärke und Provenienz (BX., Schering, Ehrlich medic., Merck) gemacht. Die Ergebnisse waren natürlich je nach der Methode recht verschieden.

Liess man das Methylenblau in $^{1}/_{10}$ proc. wässer. Lösung auf überlebende Stückchen Pia mit daran hängenden Gefässbäumchen auf dem Objectträger einwirken, so konnte man sehen, wie zuerst das an den Gefässen haftende Bindegewebe tingirt wurde und wie fast zu gleicher Zeit das Methylenblau in die Grenzen der Endothelzellen eindrang und diese imprägnirte. Die in der Farblösung schwimmenden Stückchen zeigten nach $^{1}/_{4}$ Stunde ihres Aufenthaltes darin eine ziemlich homogene schwachblaue Färbung mit dunkleren Kernen. Besonders die Endothelzellkerne traten durch dunklere Tinction hervor. Die Grenzen der letzteren waren nach $^{1}/_{4}$ stündiger Einwirkung des Farbstoffes recht deutlich als solche zu erkennen, nach einer weiteren halben Stunde aber wurden sie undeutlich, da mittlerweile auch die allgemeine diffuse Tinction stärker wurde. Im perivasculären Bindegewebe dagegen traten nach und nach einige lange, relativ starke und plumpe Fasern durch besonders starke und dunkle Tinction hervor, und bei den grössten Gefässen sah man auch in der Gefässwandung ähnliche Züge. Diese Fasern waren jedoch mit Nerven nicht identisch, sie zeigten einen ganz anderen Habitus. Ihre Dicke war eine zu grosse, sie hatten keinen fibrillären Bau, zeigten keine Verästelungen oder Anastomosen, waren sehr spärlich vorhanden, voll-

ständig glatt und gleichmässig, nicht varikös. Fixirte man so behandelte Objecte in Ammonprikat, so zeigte es sich, dass die Endothelzellgrenzen wieder deutlich wurden und als dunkele, fast schwarze Linien auf mattem dunkelvioletten Grunde scharf hervortraten. Auch die Endothelzellkerne hatten dann eine dunklere Tinction angenommen. Ein die Blutgefässe begleitendes oder umspinnendes Netz von Nervenfasern aber konnte nirgends konstatirt werden.

Wenn man aber die Objecte nicht fixirte, sondern sie einen Tag lang — mit einem Deckgläschen bedeckt — in der dünnen Methylenblau-Lösung liegen liess, so zeigte es sich, dass die Kerne der Gefässmuskulatur nur sehr schwach durch etwas stärkere Tinction hervortraten, während die der Endothelien gar nicht sichtbar waren. Die Blutgefässe aber waren in ihrer Gesammtheit mit dunkelroth-violetten faserigen Niederschlägen bedeckt, die sich z. Th. baum-, geweih- und strahlenförmig verästelten, z. Th. aber von ganz inniger Feinheit waren, mehr blau erschienen und mit leichten Schwingungen in der Richtung der Längsachse des Gefässes verliefen, oft zu mehreren nahe aneinander gelagert. Diese feinen Züge würde man sicherlich nicht für Niederschläge gehalten haben, wenn man nicht ihren Uebergang in gröbere Complexe hätte verfolgen können.

Auch wenn man kleine Stückchen der genannten Organe für 25 Minuten in eine 1 proc. B.X.-Lösung brachte, sie flüchtig in physiol. Kochsalzlösung abspülte und nach dem Bethe'schen Verfahren weiter behandelte, erschienen die Zellgrenzen des Gefässendothels sehr stark imprägnirt; sie fielen dem Beobachter an jedem nicht allzustarken Gefässe in die Augen. Diese Grenzlinien bildeten ein weit- und langmaschiges Netz, dessen Maschen ihrer Länge nach parallel der Achse des Gefässes verliefen. Andere Faserzüge oder netzförmige Plexus waren nicht zu beobachten.

Ebenso negativ waren die Ergebnisse bei subcutaner und intraarterieller (per Aortam-) Injection von Methylenblau. Auch hier lieferten die imprägnirten Endothelzellgrenzen Bilder, die an perivasculäre Nervenplexus erinnern konnten, einige Male konnten auch Vasa vasorum, die den Farbstoff in ihrem Lumen zurückgehalten hatten, zu Verwechselungen Anlass geben. Bei gut gelungener Injection zeigten sich jedoch an manchen Schnitten der

nach dem Bethe'schen Verfahren fixirten Objecte Bilder, die einer Erörterung werth sind: Die in der Pia oder zwischen Pia und Hirnsubstanz liegenden Gefässe, selbst die grössten unter ihnen, sind alle frei von Nerven. Die Gefässwandungen sind hier nur schwach und ganz diffus tingirt. Verfolgt man nun ein grösseres Blutgefäss in die Hirn- oder Medullasubstanz hinein, dann sieht man, wie die Wandung desselben zunächst die Tinction verliert und wie es in manchen Fällen einen Belag von Ganglienzellen und Nervenfasern bekommt. In der Marksubstanz aber sind diese Beläge nicht mehr zu beobachten. Die Ganglienzellen nun, welche einige von den grösseren Blutgefässen umgeben, sind von verschiedener Art. Im Kleinhirn sind es in der granulirten Schicht grosse und kleine Körnerzellen, dann scheint auch in seltenen Fällen eine Purkinje'sche Zelle mit ihren Ausläufern das Gefäss zu umfassen, und in der molekularen Schicht sind es Korbzellen und kleine Rindenzellen, die hin und wieder einem Gefäss anliegen. In der Pia aber und in der Marksubstanz sind alle Gefässe frei von diesen Belägen. Verfolgt man an Schnitten durch das Grosshirn Gefässe von der Pia aus in die Hirnsubstanz hinein, dann sieht man, wie hier in der Pia und in der Molekularschicht zunächst alle Blutgefässe frei von Ganglienzellen und Nervenfasern sind, wie in der Schicht der kleinen Pyramidenzellen dann manche von den grossen Gefässen mit diesen Zellen belegt sind, in der Schicht der grossen Pyramidenzellen wieder mit grossen, und wie schliesslich nur noch polymorphe Nervenzellen daran und darum liegen; natürlich sieht man in solchen Fällen auch die zugehörigen Fortsätze der Ganglienzellen. In der Marksubstanz dagegen fehlen alle diese Dinge an den Gefässen. Das Ganze ist jedoch keineswegs eine konstante Erscheinung. Denn solche Bilder sieht man nur an solchen Stellen einiger Präparate, wo schon an und für sich sehr viel Ganglienzellen mit ihren Fortsätzen gefärbt sind und hier auch nur an einigen der grösseren Gefässe, während sie an den kleineren völlig fehlen. Und doch liegt in dieser Erscheinung ein Punkt von Wichtigkeit: Sieht man nämlich in einem solchen Präparat, das gut gelungen ist, grössere Blutgefässe so geschnitten, dass man weder ihren Eintritt in die Hirnsubstanz sehen, noch ihren Verlauf bis in die Marksubstanz hinein verfolgen kann, und sind diese in erwähnter Weise mit Ganglienzellen und ihren Fortsätzen belegt, so liegt

es für einen unbefangenen Beobachter oft sehr nahe, die Anwesenheit von Nerven und Ganglien an einigen Blutgefässen zu konstatiren. Denn es sind ja zweifellos perivasculäre Nervenplexus mit eingeschalteten Ganglienzellen da, und dazu kommt noch, dass die Nervenfasern mitunter in ziemlicher Anzahl zu sehen sind. Verf. aber konnte dennoch nicht das Vorkommen eigener Nerven an den Blutgefässen der grossen Nervencentren constatiren. Er hält diese nervösen Elemente mit den beiliegenden Gefässen für voneinander unabhängige Dinge, welche infolge gemeinsamer Wachsthumsrichtung ganz nahe bei einander gelegene Bahnen eingeschlagen haben. Denn an Stellen, welche frei von Ganglienzellen sind, also in der Pia und der Marksubstanz, konnte auch nicht in einem Falle ein Vorhandensein nervöser Elemente beobachtet werden.

Diese eben beschriebenen Bilder konnte Verf. nicht nur in eigenen, sondern auch an einer ganzen Reihe ihm anderweitig zur Verfügung gestellter Präparate wahrnehmen.

Aber noch eine andere Erscheinung, die ebenfalls leicht dazu führen kann, den Blutgefässen der grossen Nervencentren eigene Nerven zuzuschreiben, konnte an gutgelungenen Präparaten (vitale Injection, Bethe's Fixirung) häufig beobachtet werden. Sie wurde zuerst an einigen der Sammlung des anat.-biol. Instituts angehörigen Musterpräparaten aufgefunden: Sie besteht in eigenthümlichen Niederschlägen in den Gefässen der grauen und weissen Substanz und zeigte sich in verschiedener Form. An Stellen mit besonders dunkler Tinction sieht man in manchen Gefässen amorphe, kleinkörnige, blaue Massen liegen, die man auf den ersten Blick als Artefacte erkennt. An andern Gefässen dagegen sieht man ein mitunter innig feines blaues Netzwerk mit stets längs gerichteten, bald ziemlich langen, bald kürzeren Maschen, ein Bild, das sich mitunter mit dem der perivasculären Nerven deckt. Ob dieses Netzwerk im Gefässlumen, in der Gefässwand oder aber um die Gefässwand herum liegt, das ist auf den ersten Blick nicht festzustellen, denn die Wandungen sind an diesen Gefässen gar nicht tingirt. Die Entscheidung dieser Frage wird erst dadurch möglich, dass man die allmähliche Entstehung dieser Netzwerke beobachten kann. Man sieht nämlich manchmal, wie von den amorphen, blauen, deutlich als im Gefässlumen liegend zu erkennenden Massen sich hier und da

lange, feine, fadenförmige Krystalle ausscheiden, die, wenn man sie weiter verfolgt, oft sehr zahlreich erscheinen und auch feinmaschige Netze bilden. Manchmal allerdings erscheinen sie auch in so relativ plumpen Stäbchen und so engen Netzen, dass eine Verwechselung mit Nervenfasern geradezu unmöglich ist. Da aber die feineren Netze oft in sämmtlichen Nebenästen eines Gefässes zu sehen sind, mitunter darin faserförmig auslaufen, stets aber dann sehr feiu sind, so ist es erklärlich, dass es in der That sehr leicht ist, sie für Nerven anzusprechen, um so mehr, als man ihre Lage zur Gefässwand nicht deutlich erkennen kann (cf. Textfigur). Dazu kommt noch, dass man diese durch Gerinnung entstandenen Kunstproducte nicht etwa an wenigen Gefässen sieht, sondern, wenn sie überhaupt da sind, finden sie sich an der Mehrzahl derselben, und zumeist nur in der feineren Form, nur an wenigen Stellen in der gröberen, selten in der ganz groben. Dabei hängt die Häufigkeit der Erscheinung von der Stärke der Tinction nicht allein ab. Denn Verf. konnte sie an manchen Präparaten, die äusserst stark tingirt waren, nicht beobachten, andererseits gab ihr Vorkommen in ziemlich schwach tingirten Präparaten umsomehr zu Verwechselungen mit Nerven Anlass, als in diesen dann meist die amorphen Ausscheidungen fehlten und auch die ganz plumpen Auskrystallisirungen kaum beobachtet wurden. Hierzu kommt noch, dass mitunter wirkliche Nervenfasern streckenweise parallel einem Gefässe liefen, dann aber über oder unter diesem geschnitten wurden und nun scheinbar sich in dieses Netz einsenkten. Auffällig aber ist es, dass an den Blutgefässen der Pia kein einziges Mal derartige Bilder gesehen wurden, trotzdem Verf. viele Präparate darauf hin durchmusterte.

Die Ergebnisse aller mit Hülfe der Methylenblautinction angestellten Untersuchungen fielen also an den Blutgefässen der grossen Nervencentren negativ aus, auch da, wo bei ein und demselben Object andere Gefässnerven, z. B. die Conjunctival-Gefässe beim Frosch gut dargestellt waren. Ebensowenig konnte die Anwesenheit der in Frage kommenden Nerven durch die Combination von Methylenblau- und Osmiumsäure- Verfahren erwiesen werden.

Der Schlusssatz, zu dem infolgedessen Verf. auf Grund seiner Untersuchungen kam, konnte folgendermassen formulirt werden.

Durch keine, selbst nicht die zuverlässigsten der an reich-

lichem Material angewandten Methoden konnten Nerven an den Blutgefässen der grossen Nervencentren nachgewiesen werden. Einige der Methoden können jedoch so gut gelungene Vortäuschungen von Gefässnerven bewirken, dass es in vielen Fällen sehr schwer, in manchen Fällen geradezu unmöglich ist, diese als Artefacte zu erkennen.

Die leider recht spärliche Litteratur hat in neuerer Zeit eine Bereicherung durch zwei Arbeiten gefunden. Die eine, von Barbieri [1]) verfasste, behandelt die Innervation der Arterien und Capillaren. Autor giebt an, dass die ganz kleinen Gefässe (worunter die des gesammten Körpers zu verstehen sind) niemals eine Nervenendigung empfangen, obgleich sie von Nervenmaschen umhüllt sind, und zwar hat er diese Anordnung der Nerven „nicht nur in den Gefässen des Gehirns und des Rückenmarks", sondern auch in den Plexus, welche die Vasa vasorum der Aorta in den Gefässen des Herzens und in der Niere umgeben, gesehen. Dies steht natürlich im Widerspruch zu den Angaben des Verf., der ebenfalls, wie Barbieri, Präparate mit der schnellen Golgi-Methode anfertigte und ausserdem noch viele andere Golgipräparate daraufhin durchmusterte und stets feststellen konnte, dass sich an den Blutgefässen des Gehirns etc. diese Nervennetze bei sorgsamer Beobachtung in einzelne nicht zusammengehörige, vom Gefäss unabhängige Fasern auflösten.

Ferner findet sich im Brit. med. Journ. des vorigen Jahres eine Mittheilung von G. Gulland: The occurence of Nerves on intercranial Bloodvessels.

G. giebt an, dass es ihm bis zum Jahre 1897 nicht gelungen war, die Anwesenheit von Nerven an irgend welchen intrakranialen Gefässen durch irgend eine der gebräuchlichen Methoden nachzuweisen. In demselben Jahre veröffentlichte Obersteiner in Wien eine kurze Notiz in den Arbeiten seines Instituts und konstatirte, dass er Nerven an einem Piagefäss an einem alten Präparat gefunden hätte, das nach irgend einer Goldmethode angefertigt war. Diese Behauptung trieb G. an, weitere Untersuchungen zu machen, und es gelang ihm, mittelst der Cox'schen Methode an einer Anzahl von Blutgefässen des Men-

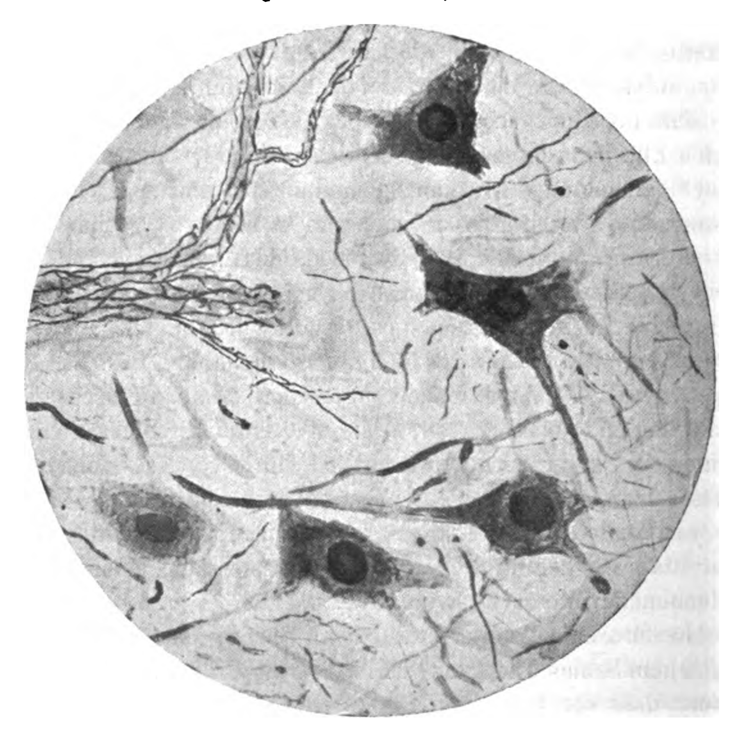
---

1) Barbieri, Journal d'Anatom. et de la Physiol. normal et pathol. 1898.

schen- und Hundegehirns Nerven darzustellen, die den gewöhnlichen Anblick von perivasculären Nervenplexus boten. Ausserdem soll ein Dr. Morrison in London dasselbe mit der Sihlerschen Methode erreicht haben. Ferner habe Dr. Huber von der Universität Ann Arbor (Michigan) mit Hülfe der Methylenblaufärbung um und an intrakranialen Blutgefässen Nerven dargestellt.

Es fehlt in diesem Referat leider jede genauere Angabe, sowohl bezüglich der Methoden wie der citirten Arbeiten, so dass eine kritische Prüfung derselben dem Verf. nicht möglich war.

Zum Schluss ist es dem Verfasser eine angenehme Pflicht, dem Herrn Prosector Dr. R. Krause und Herrn Assistenten Poll für das liebenswürdige Entgegenkommen und die ihm geleistete Hülfe, ganz besonders aber Herrn Geheimrath Prof. Hertwig für das rege Interesse an den Untersuchungen des Verf. und für die weitgehendste Bereitwilligkeit, mit welcher ihm die Benutzung des anat.-biol. Instituts gestattet wurde, verbindlichst zu danken.



(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

Mittheilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse.

I. Das Wachsthum des Riechgrübchens.

Ein Beitrag zur Lehre vom embryonalen Wachsthum.

Von

Dr. **Karl Peter,** Privatdozent und Prosektor.

Hierzu Tafel XXXIII u. 5 Figuren im Text.

Einleitung und Fragestellung.

Betrachtet man einen Schnitt durch den Kopf eines Eidechsenembryos von beiläufig 50 Urwirbeln, so fällt auf den ersten Blick die ganz eigenartige Vertheilung der Mitosen in den durch Einstülpung des Ektoderms gebildeten Organen in's Auge. Die Karyokinesen finden sich nämlich fast ausschliesslich in der innersten, dem Lumen zugekehrten und dem Mesoderm abgewandten Zellschicht, — der eingestülpten Aussenfläche, — während die übrigen Lagen des Epithels gar keine oder nur ganz vereinzelte Kerntheilungsfiguren aufweisen. Medullarrohr und Riechgrübchen zeigen dieses merkwürdige Verhalten auf's deutlichste. Altmann (881) hat uns zuerst auf diese wichtige Thatsache, die er bei Hühnerembryonen fand, aufmerksam gemacht, und Hoffmann (890) sie bereits für die eben erwähnten Organe von Lacerta hervorgehoben. Im Gegensatz hierzu beschreibt Rauber (886) die Mitosen im Riechepithel eines Froschembryo von 4—5 mm Länge unregelmässig zerstreut, glaubte sogar, dass die dem Bindegewebe am nächsten gelegenen Schichten von ihnen bevorzugt würden.

Bei Durchmusterung von Schnittserien durch den Vorderkopf irgend eines Embryos von Lacerta agilis ergab sich nun weiter, dass die Kerntheilungsfiguren über den ganzen Bereich der Riechgruben nicht gleichmässig vertheilt waren, sondern an einigen Stellen gehäuft, an anderen zerstreut lagen. Von der

Annahme ausgehend, dass die ersteren Partieen den Orten des intensiveren Wachsthums entsprechen, versuchte ich jetzt festzustellen, ob man nicht durch Zählungen der Mitosen in den einzelnen Abschnitten des Geruchsorgans unter Vergleichung verschiedener Stadien die Art des Wachsthums einer derartigen Einstülpung ermitteln könnte.

Es kam mir hauptsächlich darauf an, zu ergründen, ob ein sich einstülpendes Organ das Produkt einer lokalen Wucherung oder einer Einfaltung darstellt. His (874) unterscheidet streng zwischen diesen beiden Wachsthumsprinzipien und hat sich dafür entschieden, dass den Faltungsvorgängen die Hauptrolle, wenn nicht die alleinige bei der Organbildung zuzusprechen sei. In einer späteren Mittheilung (894) hat er die einzelnen hierfür in Betracht kommenden Prozesse noch einmal genau untersucht.

Soweit ich sehe, sind aber jene beiden Arten der Organbildung gar nicht entgegengesetzter Natur. His selbst giebt in einem späteren Briefe zu, dass die einzelnen Abschnitte eines Organes verschieden rasch wachsen und so dasselbe komplizirter gestalten können. Er leugnet nur einen „aus der Ordnung der Nachbarschaft heraustretenden lokalen Wachsthumsprozess" und nimmt einen allmählichen Uebergang der einzelnen sich verschieden stark ausdehnenden Partieen an; meines Erachtens kein prinzipieller Unterschied.

Es ergeben sich nun folgende Arten des Wachthums:

I. Einfache Faltenbildung ohne lokalisirtes Wachsthum.

Findet eine sich gleichmässig ausdehnende Membran bei ihrem Wachsthum äusseren Widerstand, so kann sie sich nicht mehr nach allen Richtungen hin in gleicher Weise ausbreiten, sondern sie bildet Falten, die sich bei weiterer Vergrösserung vertiefen, ohne dass irgend eine Stelle mit besonders intensivem Wachsthum ausgestattet wäre.

II. Einstülpung durch lokale Wucherung.

a) Eine Grube kann aber auch dadurch entstehen, dass an einer bestimmt lokalisirten Stelle der Zellvermehrungsprozess energischer vor sich geht. Die dieser Strecke zunächst liegenden

Partieen, die nur an der allgemeinen Grössenzunahme des Embryo theilnehmen, gestatten jener Zellplatte keine gleichmässige Ausdehnung, setzen ihr einen Widerstand entgegen: — die Wucherungszone muss eine Falte bilden. Eine solche kann sowohl nach aussen, wie nach innen gerichtet sein. Nehmen wir hier an, dass die Einfaltung — aus jetzt nicht näher zu erörternden Gründen — nach innen gerichtet sei. Nun kann allein am Grunde dieser Grube die Zellvermehrung fortschreiten; immer wird dieser Theil an den langsamer wachsenden Wänden der Einstülpung genügenden Widerstand finden, um den Boden der Einsenkung weiter vertiefen zu können. Dies ist die einfachere Form der Grubenbildung bei lokalisirtem Wachsthum.

b) Dasselbe Resultat kann aber auch dadurch erreicht werden, dass die irgend einen Zellkomplex umgebenden Abschnitte besonders intensives Wachsthum besitzen. Die sich stark ausdehnenden Seitenpartien werden in der Folge an jener Zellmasse innen und an den umgebenden Theilen aussen — welche nicht so stark wachsen — ein Hinderniss finden, sich gleichmässig auszubreiten. Sie werden Falten aufwerfen, welche bei unserer Annahme jetzt nach aussen gerichtet sind, und den genannten Zellkomplex passiv in die Tiefe verlagern.

Bei allen diesen Möglichkeiten der Organbildung müssen wir mit Widerständen rechnen, die eine Zellschicht an gleichmässiger Ausbreitung hindern; bei allen treten Faltungen auf. Der Unterschied besteht einzig darin, dass im ersten Falle eine gleichmässig wachsende Platte zur Grube vertieft wird, im zweiten dagegen ein lokalisirter Wachsthumsprozess zum Entstehen einer Einsenkung führt.

Nun hat His z. B. die Bildung der Nase beim Menschen (885) und die Linseneinstülpung des Hühnchen (868) als Resultate von Faltungen dargestellt, — bei letzterer noch ausdrücklich lokalisirte Wachsthumsprozesse in Abrede gestellt. Ferner hat Minot (894), auf Goettes (875) Untersuchungen gestützt, speziell für das Geruchsorgan angegeben, dass es „nicht durch Einstülpung des Nasenfeldes, welches von Anfang an mit dem Hirn in Berührung steht, sondern durch Aufwulstung des Ektoderms und des Mesoderms in der Umgebung des Feldes entsteht".

Da lag es wohl nahe, eine Einstülpung, wie sie die Nasen-

grube der Eidechse darstellt, auf ihren Wachsthumsmodus hin zu untersuchen.

Es ergiebt sich also die Frage: Entsteht das Geruchsgrübchen der Eidechse durch einen einfachen Faltungsprozess in obigem Sinne, oder durch Wucherung einer beschränkten Zellmasse, und wenn das letztere sich herausstellt, wird das Nasenfeld passiv durch Aufwulstung der Ränder in die Tiefe verlagert, oder wächst es selbstthätig?

Auf diese Fragen soll der erste spezielle Theil Antwort geben. Im zweiten allgemeinen Abschnitt wird erst die Rolle des Mesoderms und des Ektoderms (der einzelnen Partien des Geruchsorgans, sowie des Gehirns) bei der Bildung der Riechgrube untersucht werden, mit Berücksichtigung der Goette'schen Befunde an der Unke, — sodann werden Versuche, die Vertheilung der Mitosen zu erklären, besprochen und dabei der eingangs erwähnten abweichenden Befunde Rauber's gedacht.

I. Spezieller Theil.

a) Methode.

Theoretisch liesse sich die Frage nach der Entstehung der Riechgruben auf Grund der Vertheilung der Kinesen leicht entscheiden. Bei einem einfachen Faltungsprozesse im Sinne His' würden sich die Mitosen ohne Bevorzugung irgend einer Stelle der Einstülpung gleichmässig im Epithel zerstreut finden. Eine Einsenkung durch lokale Wucherung wird sich durch Häufung der Kerntheilungsbilder im Grunde der Grube kenntlich machen, — bei passiver Verlagerung der Riechplatte durch Aufwulstung der Ränder endlich würden die der Einstülpung benachbarten Theile das stärkste Wachsthum, und somit die zahlreichsten Karyokinesen zeigen.

Praktisch stellen sich der Lösung dieser Aufgabe allerdings nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten entgegen.

Einmal erfährt das Epithel mit der Einstülpung zugleich eine bedeutende Verdickung. Die Zelltheilungen bedingen also nicht nur eine Flächenvergrösserung, sondern auch ein Dickenwachsthum. Dabei kann die Richtung der Theilungen nicht darüber entscheiden, welche Mitosen zur Vertiefung der Grube,

welche zur Verdickung ihrer Wandungen beitragen; wie Rauber ausführt, findet nämlich das Dickenwachsthum einer solchen Zellschicht nicht nur direkt statt, — wobei die Theilungsebenen parallel zur Oberfläche liegen —, sondern auch indirekt durch ein Flächenwachsthum mit nachträglicher Verlagerung der Elemente in die Tiefe. Altmann hat ja als zweiten Befund in seiner oben genannten Arbeit hervorgehoben, dass trotz der bedeutenden Verdickung der Hirnwand des Hühnerembryo die Theilungsebenen der Zellen fast ausnahmslos senkrecht zur Oberfläche liegen. Es muss also bei der Verwerthung der Zahlenbefunde die relative Dicke der Wandschichten des Riechorgans mit berücksichtigt werden.

Weiterhin erwachsen Schwierigkeiten beim Zählen der Kinesen selbst und beim Eintheilen der Riechgrube in einzelne Bezirke. In beiden Fällen ist der Willkür grosser Spielraum gelassen. Keibel (893), der die Kerntheilungen an den Keimblättern des Schweins zählte, hat schon die Fehlerquellen berücksichtigt, die sich bei einer derartigen Untersuchung nicht vermeiden lassen: bei welchem Stadium der Mitose soll man die Zählung beginnen; soll man den Dyaster als eine oder 2 Kerntheilungsfiguren betrachten? etc. Es kommt mir aber, ebenso wie Keibel, nicht auf die absolute Anzahl der Kinesen, sondern auf ihre relative Häufigkeit an, und da diese „Fehlerquellen in allen Rubriken annähernd gleichstark wirken," so werden sie unser Resultat nicht beeinträchtigen.

Das Eintheilen des Riechorgans in verschiedene Bezirke, deren Mitosenreichthum getrennt rubrifizirt werden soll, ist praktisch ebenfalls schwer auszuführen. Es ist absolut nothwendig, sich nach den Schnittserien ein plastisches Bild der Geruchsgrube auszuarbeiten, — am besten, sich ein Plattenmodell herzustellen, an dem man die einzelnen Regionen abgrenzen kann. Hat man ein Modell konstruirt, so gelingt es leicht, sowohl frühere wie spätere Entwicklungsstufen allein nach der Serie in ihrem Aufbau zu verstehen. Auch dann kann oft ein Zweifel auftauchen, ob man eine Karyokinese dem einen oder dem anderen Bezirke zurechnen soll. Es ist eben schwierig mit Zahlen das zu beweisen, was sich beim Durchsehen der Schnitte dem Beobachter von selbst zwingend aufdrängt.

Ich bin nun so vorgegangen, dass ich die einzelnen Schnitte

durch das Riechgrübchen mittels des Projektionsapparates auf Papier zeichnete, und in diesen Skizzen mit Benutzung des Mikroskops die Lage der Kerntheilungsfiguren angab. Darauf theilte ich das Riechorgan in verschiedene Abschnitte ein und zählte die Mitosen, die sich in denselben fanden, zusammen. Einige Tabellen ausgewählter Stadien lasse ich hier folgen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, wie wichtig es für Nachuntersuchungen ist, eine genaue Charakteristik der beschriebenen Stadien zu geben. Wenn z. B. Lange in seiner Arbeit „Ueber die Entwicklungsgeschichte des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien" (Morphol. Jahrb. XXI, 894) schreibt: „Wir gehen von einem Stadium aus, in dem das Herz undeutlich zwar, aber doch noch die Schlauchform erkennen lässt", — oder wenn Hoffmann (890) sagt, er habe hinter der 5. Kiementasche „in einem ganz bestimmten" Entwicklungsstadium bei Lacerta noch eine kleine Ausstülpung des Kopfdarmes gefunden, — so ist bei derartig ungenauen Angaben eine Nachprüfung der Befunde ungemein erschwert. Auch die Zahl der Tage nach der Eiablage kann für die Altersbestimmung von Eidechsenembryonen nicht verwerthet werden, da diese sich, wie auch Mollier hervorhebt, ganz ungleichmässig entwickeln. Nur selten findet man genauere Angaben über die beobachteten Stadien. In dieser Beziehung sind die Embryonenbeschreibungen von Mollier (895) musterhaft. Sie unterbrechen zwar den Gang der Darstellung, doch wird dieser kleine Nachtheil reichlich aufgewogen durch das klare Bild, das von jedem Embryo entworfen wird.

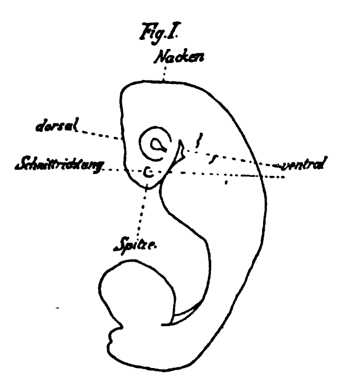
Um mich nicht zu wiederholen, werde ich eine genauere Charakteristik der hier zu erwähnenden Stadien am Schlusse dieses Aufsatzes mittheilen. Ich bezeichne daher die Embryonen einfach mit No. I, II, III und IV und verweise auf die späteren Angaben.

b) Das Wachsthum des Riechgrübchens durch Zählung der Mitosen ermittelt.

Vor dem Aufstellen der Tabellen und der Verwerthung der erhaltenen Resultate möchte ich noch zur Vermeidung von Missverständnissen die gebrauchten Lagebezeichnungen erklären. Die untere, dem Herz anliegende Fläche des Vorderkopfes soll Mund-

oder Ventralseite genannt werden; ihr gegenüber liegt die Scheitel- oder Dorsalseite, während der Spitze gegenüber der Nacken liegt.

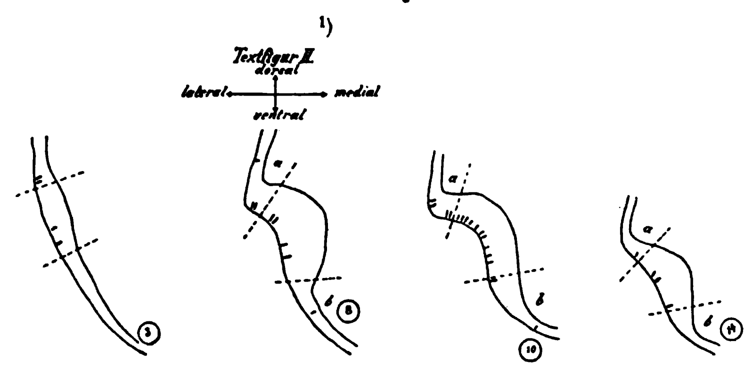
Des besseren Vergleiches halber habe ich für die hierzu veröffentlichenden Tabellen Embryonen ausgesucht, deren Kopf quer -- vom Rücken nach dem Mund zu — geschnitten ist. Die Schnittfolge beginnt von der Nackenseite aus und geht nach der Spitze zu. — Die Schnittdicke beträgt stets 10 μ. — Die beifolgende Skizze, in welcher die Lagebezeichnungen sowie die Schnittrichtung eingetragen sind, wird alle diese Verhältnisse deutlich illustriren.



Da für uns allein der eingestülpte Theil des Riechorgans wichtig ist, so habe ich von den älteren Stadien nur diejenigen Schnitte registrirt, welche eine Riechgrube zeigen. Zur Kontrolle der Zählung, und um ein Bild von der Gestalt des Organs in den verschiedenen Altersstufen zu geben, füge ich im Text eine Reihe Umrissbilder mit eingezeichneten Mitosen bei.

Embryo I.

[1]



1) Die Textfiguren II—V geben Umrisse von Querschnitten durch Riechgrübchen der Eidechsen in 100facher Vergrösserung. Sie sind so orientirt, dass die Dorsalseite nach oben zu liegen kommt. Die nicht mitgezeichnete Medianlinie steht senkrecht. Die Mitosen sind ohne Rücksicht auf die Richtung der Theilungsebene als Striche angegeben. Die Grenzen der einzelnen in den Tabellen rubrificirten

Tabelle I.
Geruchsorgan der linken Seite.

Bezeichnung d. Embryo 22. VI. 99. A. 2. Bezeichnung des Schnittes	Reihennummer des Schnittes	Ventrale Lippe	Mitte	Dorsale Lippe	Bemerkungen
2.4. 5.	1	2	—	1	
2.4. 6.	2	1	2	1	
2.4. 7.	3	—	2	2	
2.4. 8.	4	—	4	2	
2.4. 9.	5	2	4	1	
2.4. 10.	6	1	3	1	
2.4. 11.	7	—	4	1	
2.4. 12.	8	1	4	3	Beginn der
3.1. 1.	9	2	6	3	Einstülpung
3.1. 2.	10	2	10	4	
3.1. 3.	11	—	7	2	
3.1. 4.	12	—	9	3	
3.1. 5.	13	1	7	2	
3.1. 6.	14	—	3	1	
3.1. 7,	15	1	4	—	
Summa		13	69	27	Mitosen i. 15 Schn.
also in 1 Schnitt		0,87	4,6	1,8	„

In der Gegend der tiefsten Einstülpung
(Sch. 9—13) 39 Mitosen i. 5 Schn.
also in 1 Schnitt . . . . 8 „

Das verdickte Riechepithel ist bei diesem Embryo auf 17 Schnitten zu verfolgen, geht aber an der Spitze des Kopfes wie nach dem Nacken zu allmählich in das indifferente Ektoderm über. Die Einsenkung ist, wie aus den beigegebenen Skizzen hervorgeht, noch ganz seicht, so dass man an der Grube nur den mittleren Abschnitt und seitliche Parthieen unterscheiden kann. Trotz dieser geringen Ausbildung zeigt die Tabelle doch schon eine bedeutende Bevorzugung der Mitte der Anlage durch die Kinesen; durchschnittlich enthält ein Schnitt in dieser Gegend

---

Abtheilungen an den Geruchsorganen sind durch punktirte Linien markirt.

Die Zahlen bedeuten die Reihennummer des Schnittes in der betreffenden Tabelle. *a* ist die dorsale (laterale), *b* die ventrale (mediale) Lippe.

Da die Schnittreihe vom Nacken aus beginnt, so ist die dem Beschauer zugekehrte Seite des Schnittes die nackenwärts gerichtete.

4,6 Kerntheilungsfiguren gegen 1,8 resp. 0,87 auf den Seitenwällen, also ein Verhältniss von ungefähr 3:1.

Hier ist nun auf zweierlei aufmerksam zu machen: Einmal bieten die konvexen Seitenränder den Mitosen eine grössere Fläche dar, als die Grube selbst, sodass die Zusammendrängung und grosse Anzahl der Kinesen in der Tiefe der Anlage besonders auffällig wird; anderseits hat aber die ganze dicke Zellschicht am Boden der Einbuchtung nur eine kleine freie Strecke zur Verfügung, welche die zur Verdickung nöthigen Zellen liefern könnte. Doch wird meines Erachtens hierdurch die so bedeutende Ueberzahl der Kerntheilungsbilder daselbst nicht hinreichend erklärt. Auch die etwas bedeutendere Dicke der Zellschicht am Boden gegen die Ränder kann ein so merkwürdiges Verhältniss in der Vertheilung der Mitosen nie hervorbringen.

Die Anhäufung sich theilender Zellen am Boden der Riechgrube lässt, wie ich glaube, schon in diesem Stadium deutlich erkennen, dass eben dieser Theil der Anlage der am stärksten wuchernde Abschnitt ist, und nicht die Randparthieen. In diesem Sinne kann schon durch die erste Tabelle die oben gestellte Frage nach dem Wachsthum der Geruchsgrube beantwortet werden. Zwar sind die Ränder der Vertiefung etwas aufgewulstet, so dass es ohne Berücksichtigung der Kerntheilungsfiguren den Anschein haben könnte, als umwüchsen sie das Organ; doch muss nach unserem Befunde diese Erscheinung auf anderem Wege erklärt werden. Ich möchte diese Wälle als sekundäre Faltungen bezeichnen, welche das stark einwachsende Riechorgan, das sich an das ebenfalls mächtig sich ausdehnende Gehirn anstemmte, aufwarf. Uebrigens schwinden diese Wülste, wie z. B. das Modell (Stad. III) deutlich zeigt, später vollständig.

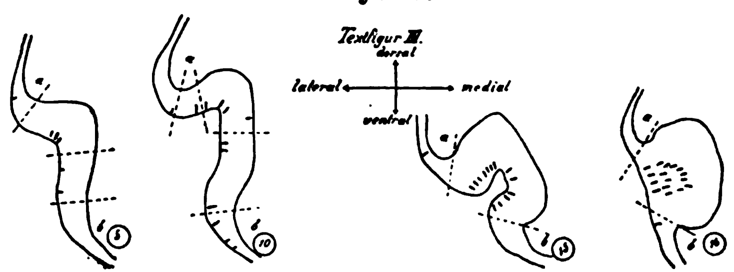
Das Hauptresultat wird noch prägnanter, wenn man nur die am tiefsten eingestülpten Theile der Grube (Schnitt 9—13) in's Auge fasst. In diesen 5 Schnitten befinden sich 39 Mitosen am Boden, d. h. 8 in einem Schnitt. Dieser Theil wächst also am schnellsten, und da er sich in dem der Spitze des Kopfes zu gelegenen Abschnitt der Anlage findet, so deuten diese wenigen Zahlen schon an, dass das Wachsthum des Riechorgans spitzenwärts gerichtet ist.

Endlich zeigen die Skizzen, dass die beiden Seitenwände der Grube nicht gleich gestaltet sind. Die nach dem Auge zu

gelegene dorsale Lippe springt schärfer hervor, während die ventrale flacher ausläuft: das Riechorgan vertieft sich also etwas stärker scheitelwärts.

Schon dieses erste Stadium demonstrirt demnach die Art und die Richtung des Wachsthums des Riechgrübchens: der mittlere Theil der primitiven Riechplatte wächst medianwärts zur Grube ein, die sich besonders nach der Spitze und nach dem Scheitel des Kopfes zu vertieft. Und zwar geschieht dieses Wachsthum durch Zellvermehrung in dem eingesenkten Theile. Allerdings deuten Skizzen und Tabelle dies nur an; ein klares Bild von all diesen Vorgängen gewinnen wir erst bei Betrachtung der folgenden Serie.

Embryo II.



Des Riechfeld dieses Embryo ist ungefähr noch 5 Schnitte weiter, als die Tabelle angiebt, nach dem Nacken zu erkennbar (bis Schnitt 3. 2. 10), indess fehlt hier eine scharfe Abgrenzung; die erste Einstülpung beginnt also erst im 9. Schnitt (3. 3. 6). Das Organ beginnt schon jetzt durch den sich seitlich mehr ausdehnenden Kopf so verstellt zu werden, dass es nicht mehr lateral, sondern nach unten, mundwärts sieht, so dass der bisher als dorsal zu bezeichnende Rand mehr seitlich gelegen ist, als der ventrale. In den späteren Serien verdienen die Ränder allein die Bezeichnung lateral und medial.

Wie nun ein Blick auf obige Skizzen lehrt, ist die Riechgrube gegen das vorige Stadium erheblich vertieft; man kann bereits ausser den Umbiegungsstellen, der dorsalen und ventralen Lippe an der Einstülpung selbst Wandparthieen von dem Boden abgrenzen. Allerdings ist die dorsale Wandfläche so kurz, dass ihr Bezirk sich nur schwierig von der Lippe und der Tiefe der Grube scheidet.

Tabelle II.

Bezeichnung des Embryo 24. VII. 99. 2 Bezeichnung d. Schnitts	Reihennummer des Schnitts	Laterale Lippe	Riechgrube			Mediale Lippe	Bemerkungen
			Lat. Wand	Boden	Med. Wand		
3. 3. 4.	1	—		3		1	
3. 3. 5.	2	1		4		2	Beginn der
3. 3. 6.	3	1		3		1	Einstülpung
3. 3. 7.	4	—		2	2	—	noch kaum
3. 3. 8.	5	1		3	2	—	mediale Wand
3. 3. 9.	6	—	1	1	1	1	nachweisbar
3. 3. 10.	7	1	1	2	4	1	
3. 3. 11.	8	—	2	2	—	1	
3. 3. 12.	9	—	1	3	1	1	
3. 4. 1.	10	1	1	4	3	3	
3. 4. 2.	11	—	—	3	3	2	
3. 4. 3.	12	—	3	6	2	1	cf. Fig. 3
3. 4. 4.	13	2	2	5	3	2	
3. 4. 5.	14	1		8		3	Boden d. Grube
3. 4. 6.	15	1		13		—	
3. 4. 7.	16	—		16		1	
Summa. .		9	11	78	21	20	Mitos. i. 16 Schn.
				110			
		0,5		6,8		1,25	„ in 1 Schn.
				29	Mitosen am Boden der Grube in 2 Schnitten.		

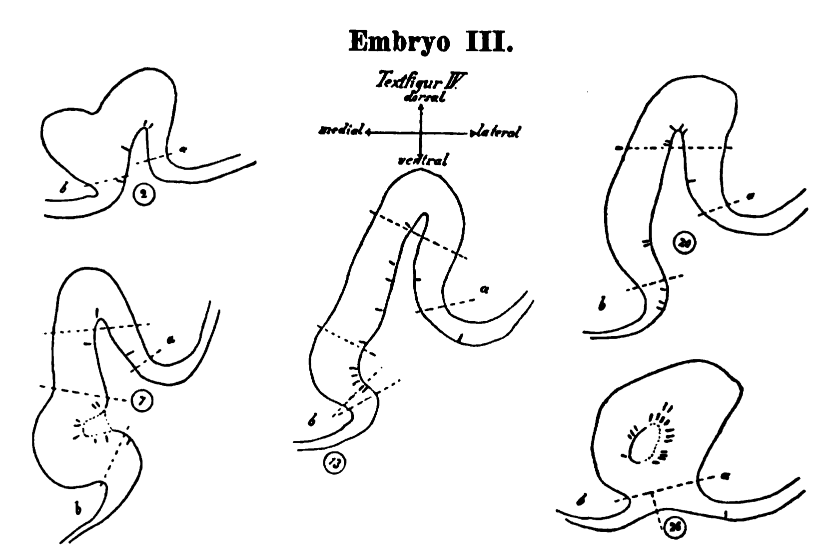
Deutlich prägt sich weiterhin die Wachsthumsrichtung des Organs aus. Während die Einsenkung nach dem Nacken zu ganz allmählich ausläuft, vertieft sie sich spitzenwärts und bildet hier eine weit einschneidende steil umrandete Grube, an welcher eigentliche Seitenparthieen nicht mehr unterschieden werden können. Die scharfe Grenze, mittelst derer sich das Riechorgan spitzenwärts gegen das Epithel des Kopfes absetzt, beweist auch, dass vornehmlich der apikale Theil zur Einsenkung verbraucht wird. Markanter als bei dem erst beschriebenen Embryo tritt auch das scheitelwärts gerichtete Wachsthum hervor; die dorsale Umbiegung, die, wie schon erwähnt, mehr lateral zu liegen kommt, bildet einen viel spitzeren Winkel als die stumpfere mediale Lippe; die Tiefe der rinnenförmigen Einsenkung schaut deutlich erkennbar dorsalwärts.

Aus den Zahlen der Tabelle geht hervor, dass die Kerntheilungsfiguren, die sich in der Einsenkung finden, an Menge

die auf den beiden Seitenwällen um das Vierfache übertreffen; speziell in der Riechgrube kommen durchschnittlich mehr als 2 Mitosen am Boden auf eine an beiden Wänden zusammen; dann häufen sich die Karyokinesen noch ganz besonders in dem am meisten nach der Spitze des Kopfes zu gelegenen tiefsten Abschnitte der Grube, deren beide letzten Schnitte 13 resp. 16 Zelltheilungen aufweisen!

Die Tabelle zeigt durch diese Zahlenverhältnisse exakt an, dass die Vergrösserung des Riechorgans auf dem Wachsthum einer bestimmt gelagerten Zellgruppe, nicht auf Faltung durch gleichmässiges Wachsthum der ganzen Zellplatte zurückzuführen ist. Ferner bietet sie, wie ich glaube, einen zahlenmässigen Beweis dafür, dass die Grube nicht durch Wachsthum der Randparthieen, sondern der tiefsten Stelle sich weiter auszieht. Die Rinne wächst selbstthätig einmal in ihrer ganzen — spitzen-nackenwärts gerichteten — Länge dorsal, und dann in ihrem apikalen Abschnitt besonders intensiv aus. Kurz, es brachte die Tabelle die volle Bestätigung für die bei Besprechung des ersten Embryo gemachten Befunde.

Embryo III.



Ein weiter entwickeltes Stadium des Riechorgans führt das Modell, das in Fig. 1 u. 2 von der Aussen- und Innenseite darge-

Tabelle III.

Geruchsorgan der rechten Seite; cf. Modell, Fig. 1—2.

Bezeichnung des Embryo 22. VI. 99. 2. Bezeichnung d. Schnitts	Reihennummer des Schnitts	Mediale Lippe	Jacobson-sches Org.			Riechgrube				Laterale Lippe	Bemerkungen
			Wand	Tiefe	Summe	Med. Wand	Boden	Lat. Wand	Apikaler Blindsack		
5. 4. 9.	1	—					7	—		1	Beginn der
5. 4. 10.	2	1					3	—		—	Einstülpung
6. 1. 1.	3	—				3	2	—		2	
6. 1. 2.	4	1				3	—	1		1	
6. 1. 3.	5	—			10	3	1	—		—	
6. 1. 4.	6	—			5	2	—	—		—	
6. 1. 5.	7	1			7	1	1	1		—	
6. 1. 6.	8	—	2	2	4	—	2	—		—	Jacobs. Org.:
6. 1. 7.	9	3	4	6	10	2	5	—		—	Beginn des
6. 1. 8.	10	—	3	4	7	2	3	3		1	Lumen
6. 1. 9.	11	1	2	4	6	3	1	3		1	
6. 1. 10.	12	1	2	3	5	4	5	1		1	
6. 2. 1.	13	—	1	3	4	4	1	1		1	
6. 2. 2.	14	—	1	2	3	2	4	1		1	
6. 2. 3.	15	—	—	2	2	2	5	2		—	Ende des
6. 2. 4.	16	—				4	3	1		1	Jacobs. Org.
6. 2. 5.	17	—				6	3	5		3	
6. 2. 6.	18	1				5	7	2		3	
6. 2. 7.	19	—				2	4	2		3	
6. 2. 8.	20	3				2	5	1		—	
6. 2. 9.	21	—				4	6	2		—	
6. 2. 10.	22	3				5	8	4		—	
6. 3. 1.	23	—				3	9	2		1	
6. 3. 2.	24	—							11	1	Beginn des
6. 3. 3.	25	—							8	—	Blindsacks
6. 3. 4.	26	—							17	1	Kein Lumen
6. 3. 5.	27	—							11	1	mehr im
6. 3. 6.	28	—							2	1	Blindsack
Summa		13	15	26	63	62	85	32	49	24	
						228					

Es finden sich also an	in Schnitten	Mitosen;	in 1 Schn. Mitosen
beiden Lippen	28	39	1,4
Geruchsorg. ohne Jacobson. Org.	28	228	8,1
Geruchsorg. mit Jacobson. Org.	28	291	10,4
apikalem Blindsack	4	47	12
Tiefe d. Riechgrube, o. Blindsack	23	85	
Wänden der Riechgrube . . .	23	94	
Jacobsonschen Organ	11	63	5,7
Boden desselben	11	48	4,4
Wänden desselben	8	15	2,0
Tiefsten Einsenkung dess. . .	3	20	6,7

stellt ist, vor. Wir finden bereits einen ansehnlichen Epithelsack, der auf der Mundseite des Kopfes seinen langgestreckten Eingang besitzt. Die Ränder desselben sind übrigens nicht mehr aufgewulstet. Nach dem Nacken zu verstreicht die Rinne flach — schon beim vorigen Embryo trat uns dies Verhalten entgegen — spitzenwärts dagegen stülpt sich das Epithel noch zu einem wohl ausgebildeten Blindsack ein, der das apikale Ende des Riechorgans darstellt und sich aus der tiefen Grube, die sich beim vorigen Stadium an dieser Stelle fand, herausgebildet hat. Auch das Vorwachsen der Einstülpung nach dem Scheitel ist deutlich erkennbar; mit dem Herunterrücken des ganzen Organs auf die Mundseite gewinnt der First der Einsenkung eine mehr laterale Richtung (vgl. Fig. IV).

Die flacher umbiegende mediale Wand der Riechgrube zeigt hier eine neue Bildung: eine breite Rinne, die sich über einen Theil dieser Wand in der Längsrichtung — spitzen-nackenwärts — erstreckt und nach dem Nacken zu ihre tiefste Einsenkung hat. Wir haben hier die erste Anlage des Jacobson-schen Organs vor uns. An diesem Organ nun, das seinerseits eine Ausstülpung des Riechsackes darstellt, lässt sich die Probe auf die Richtigkeit unserer Befunde, die an dem Hauptorgan gewonnen wurden, anstellen und eventuell ein Beispiel für weitere Giltigkeit unseres Wachsthumsgesetzes finden: Es fragt sich also hier abermals: liegen die Kinesen mehr an den Rändern der Nebennase — wächst diese durch Hineingeschobenwerden des Epithels von den Wandungen her in die Tiefe —, oder liegen sie am Boden — senkt sich das Organ also aktiv in's Gewebe ein; an welcher Stelle der Rinne häufen sich die Kerntheilungsfiguren am meisten? Entspricht diese Stelle der Richtung des Wachsthums des Organs, wie sie sich bei älteren Embryonen zeigt? Auf alle diese Fragen sollen die Tabellen III und IV Antwort geben.

Es muss erst wiederholt werden, dass auch diese Tabelle die schon früher gefundenen Thatsachen vollauf bestätigt. Die Mitosenzahl in der Haupteinsenkung beträgt 291 gegen 39 auf den Umbiegungsstellen. Auch das dorsale Wachsthum ist noch zu erkennen, wenn auch die Zahl der Karyokinesen an den Wänden im Ganzen etwas die in der Tiefe übertrifft (94 zu 85). Es ist aber zu berücksichtigen, dass die langausgezogenen Wan-

dungen reichlichen Platz für Kerntheilungen darbieten und einen bedeutend, streckenweise gewiss 6 mal grösseren Raum als die Spitze der Rinne einnehmen. — Die enorme Anhäufung der Theilungen im Blindsack zeigt wieder für diesen Theil selbständiges Wachsthum.

Interessant ist nun, dass die Zahlen für das Jacobson-sche Organ genau denselben Wachsthumsmodus erkennen lassen. Die meisten Kinesen liegen am Boden der Einstülpung — es kommen auf 48 Mitosen daselbst nur 15 auf den kurzen Wänden —, und wieder ist die am tiefsten eingesunkene Stelle, die hier nach dem Nacken zu liegt, besonders bevorzugt: in den ersten 3 Schnitten allein sind 20 Zelltheilungen getroffen. Es ergiebt sich also der Befund, dass auch das Jacobson'sche Organ selbstthätig durch lokale Wucherung eines beschränkten Abschnittes der medialen Riechsackwand entsteht, und zwar — eine weitere Parallele zu dem Wachsthum der Haupteinstülpung — nicht in seiner ganzen Länge gleichmässig tief sich einsenkt. Nur dehnt sich die eigentliche Nasengrube dorsal, etwas lateral und besonders spitzenwärts aus, während die Nebennase medial, ein wenig ventral und nackenwärts gerichtet ist.

Embryo IV.

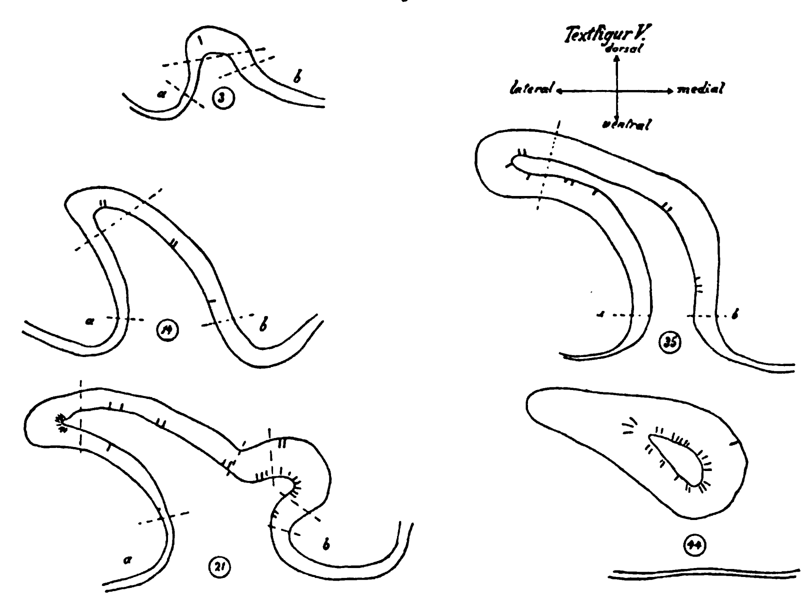


Tabelle IV.

Geruchsorgan der rechten Seite.

Bezeichnung des Embryo 4. (12.) VI. 99. B. 1. Bezeichnung d. Schnitts	Reihennummer des Schnitts.	Jacobs. Org.				Riechgrube				Lateral. Lippe	Ultrav. Mitosen	Bemerkungen
		Med. Lippe	Wand	Tiefe	Summe	Med. Wand	Tiefe	Lat. Wand	Apikaler Blindsack			
3. 4. 2.	1	—					2			—	—	Beginn der Ein-
3. 4. 3.	2	—					—			—	—	stülpung
3. 4. 4.	3	—				—	1	—		—	—	
3. 4. 5.	4	—				—	—	—		—	—	
3. 4. 6.	5	—				1	1	—		—	—	
3. 4. 7.	6	—				1	—	—		—	—	
3. 4. 8.	7	1				4	2	—		—	—	
3. 4. 9.	8	—				3	—	1		—	—	
3. 4. 10.	9	—				—	—	—		—	—	
4. 1. 1.	10	—				—	—	—		—	—	
4. 1. 2.	11	—				—	—	—		—	—	
4. 1. 3.	12	—				2	1	—		—	—	
4. 1. 4.	13	—				1	—	—		—	—	
4. 1. 5.	14	—				3	2	—		—	—	
4. 1. 6.	15	1				2	3	1		—	—	
4. 1. 7.	16	—				6	1	—		—	—	
4. 1. 8.	17	—			1	6	—	1		—	—	
4. 1. 9.	18	—			1	2	1	2		—	—	
4. 1. 10.	19	—			2	5	3	1		—	—	
4. 2. 1.	20	—		13	13	3	1	1		—	—	Jacobs. Organ:
4. 2. 2.	21	—	5	9	14	6	8	1		—	2	Beginn des Lu-
4. 2. 3.	22	2	2	3	5	10	5	1		—	2	men cf. Fig. 4
4. 2. 4.	23	1	9	9	18	10	—	3		—	—	
4. 2. 5.	24	—	8	4	12	6	2	2		—	1	
4. 2. 6.	25	—	7	7	14	9	8	—		—	7	
4. 2. 7.	26	—	3	16	19	6	9	2		—	2	
4. 2. 8.	27	—	6	14	20	7	9	2		—	3	
4. 2. 9.	28	1	11	12	23	6	4	1		—	—	
4. 2. 10.	29	1	2	30	32	5	3	2		—	1	Lum. d. Jacobs.
4. 3. 1.	30	1			9	3	4	1		—	—	Org. hört auf
4. 3. 2.	31	—			1	4	2	4		2	1	
4. 3. 3.	32	—			2	7	4	4		1	1	
4. 3. 4.	33	2			3	10	5	1		—	3	
4. 3. 5.	34	—				6	3	4		—	2	
4. 3. 6.	35	—				5	4	3		—	—	
4. 3. 7.	36	2				9	1	5		1	—	
4. 3. 8.	37	—				14	3	3		1	1	
4. 3. 9.	38								17		1	Beginn d. Blind-
4. 3. 10.	39								30		—	sacks
4. 4. 1.	40								22		2	
4. 4. 2.	41								29		—	
4. 4. 3.	42								38		3	
4. 4. 4.	43								23		1	
4. 4. 5.	44								25		1	
4. 4. 6.	45								45			
4. 4. 7.	46								16			Anschnitt des
4. 4. 8.	47								10			Blindsacks
4. 4. 9.	48								—			
Summa . . .		12	53	117	189	162	92	46	255	5	34	
						555						

Es befinden sich an . . .	in Schnitten	Mitosen	in 1 Schnitt Mitosen
beiden Lippen . . .	37	17	0,44
Riechgrube ohne Blindsack			
Tiefe	37	92	2,5
mediale Wand . . .	37	162	4,4
laterale Wand . . .	37	46	1,2
Blindsack d. Riechgrube .	10	255	25,5
Jacobson. Organ	17	189	11
„ „ Boden . .	10	117	11,7
„ „ Wände .	10	53	5,3

Ein letztes Stadium soll prüfen, ob die im Vorstehenden beschriebenen Wachsthumsvorgänge auch für die spätere Zeit noch Gültigkeit besitzen.

Für das eigentliche Geruchsorgan zeigt die Tabelle, dass die in früheren Stadien so auffallende Häufung der Mitosen in der Tiefe der Nasenrinne, die schon bei Embryo III etwas nachliess, nicht mehr das frühere Zahlenverhältniss erreicht. Die Anzahl der dort vorhandenen Zelltheilungen (durchschnittlich 2,5 pro Schnitt) wird schon allein durch die auf der medialen — allerdings ganz bedeutend längeren — Wand befindlichen Karyokinesen überholt (4,4 auf dem Schnitt). Die laterale Wand und besonders die Lippe zeichnen sich aber durch grosse Armuth an Mitosen aus, wie früher (1,2 resp. 0,44 pro Schnitt). Das allgemeine Tiefenwachsthum der Riechgrube hat also, wie es scheint, das Stadium der grössten Intensität bereits überschritten. Vielleicht leitet die stärkere Kernvermehrung auf der medialen Wandung die später noch deutlicher ausgeprägte Neigung des Firstes der Einstülpung nach der lateralen Seite ein. Dagegen besteht nach wie vor das Bestreben, den Blindsack an der Spitze zu vertiefen. In diesem häufen sich die Kinesen ganz besonders, und zwar nehmen sie noch gegen den Boden des Sackes relativ an Menge zu. Die wenigen Skizzen (Textfig. V) genügen, um die jetzige Gestalt des Organs vor Augen zu führen.

Leider ist nun der Kopf dieses Embryo nicht genau quer geschnitten; es prägt sich also an dieser Serie die Wachsthumsrichtung des Jacobson'schen Organs nicht deutlich aus. Das andersseitige Organ lässt in Folge dessen die Richtung desselben besonders prägnant erkennen und zeigt einen tiefen Blindsack nach der Nackenseite zu. Eine kleine Hilfstabelle giebt

die Mitosenvertheilung in der linken Nebennase an und zeigt beim Vergleich mit dem rechtsseitigen die schon früher hervorgehobene Bevorzugung der Mitte der Anlage und eine starke Anhäufung nach der Nackenseite zu.

Embryo IV.

Tabelle IVa.

Jacobson'sches Organ der linken Seite.

Bezeichnung d. Schnitts	Reihennummer des Schnitts	Tiefe	Wand	Bemerkungen
5. 1. 7.	1	6		
5. 1. 8.	2	16		
5. 1. 9.	3	16		Beginn des
5. 1.10.	4	17		Lumen
5. 2. 1.	5	12		
5. 2. 2.	6	13	3	Ende d. Blind-
5. 2. 3.	7	14	7	sacks
5. 2. 4.	8	13	1	
5. 2. 5.	9	1	4	
5. 2. 6.	10	3	2	
5. 2. 7.	11	4	—	
Summa		115	17	

Das Hauptresultat der angestellten Zählungen ist, dass die Vertiefung des Geruchsorgans der Eidechse nicht durch eine Faltung bei gleichmässigem Wachsthum, sondern durch Wucherung einer beschränkten Zellmasse hervorgebracht wird,—ferner, dass die Grube durch Wachsthum der Riechplatte selbst entsteht und nicht durch Aufwulstung der Ränder. Das Wachsthum ist dabei an dem Hauptorgan hauptsächlich dorsal und spitzenwärts gerichtet.

Sodann wurde gezeigt, dass das Jacobson'sche Organ eine Ausstülpung der medialen Wand der Riechgrube ist, und dass es denselben Wachsthumsprozessen seine Entstehung verdankt, wie das Hauptorgan. Es zieht sich besonders medial und nackenwärts aus. Die Frage, die Born (879) aufstellte, ob dieses Nebenorgan bei Lacerta aus der Riechgrube entstehe, oder neben derselben, und erst später in diese eingesenkt werde, muss also in ersterem Sinne beantwortet werden.

II. Allgemeiner Theil.

1. Antheilnahme der Gewebe am Wachsthum des Riechgrübchens.

Wie im speziellen Theil an einzelnen Beispielen ausgeführt wurde, ist es einmal das Epithel selbst, auf welchem die Bildung des Geruchsorgans beruht, und dann allein der Theil des Epithels, der sich schon früh als Riechplatte differenzirt. So einfach die Annahme erscheint, dem Abschnitt, der sich schon zeitig von seiner Umgebung absondert, die ganze Ausbildung des Organs zuzuschreiben, so findet man doch oft die Ansicht vertreten, dass andere Gewebe oder andere Parthieen des Ektoderms an der Bildung der Riechgrube betheiligt sind.

A. Betheiligung des Mesoderms.

So hat z. B. Minot bei der „Aufwulstung der Ränder" des Riechorgans neben dem Ektoderm auch dem Mesoderm eine Rolle zugesprochen: das Bindegewebe soll stark wuchernd das ihm aufgelagerte Epithel vor sich hertreiben und so die Geruchsgrube vertiefen helfen. Natürlich differenzirt sich das Zwischengewebe später in ganz bestimmter Weise um das Geruchsorgan, und trägt, eine Knorpelkapsel formirend, wesentlich zur Ausbildung des Sinnesorgans bei; — aber in den Stadien, in welchen die Einstülpung der Grube vor sich geht, bildet es noch völlig undifferenzirtes, gallertiges, „embryonales" Gewebe. Ich kann mir schon a priori nicht vorstellen, dass dieses irgend welchen Antheil haben sollte an der Bildung eines durchaus epithelialen Organes. Es sprechen aber auch noch einige triftige Gründe gegen diese Annahme.

Sollte eine Aufwulstung der Ränder, — die sich ja am Epithel nach den Tabellen nicht nachweisen lässt, — eine Wirkung des Mesoderms sein, so müssten sich in diesen Abschnitten des Bindegewebes besonders reichliche Mitosen finden. Die mesodermalen Kerntheilungsfiguren sind aber hier nicht häufiger, als an irgend welchen anderen Stellen des Embryo, wenigstens im Verhältniss zur Zahl der nicht in Vermehrung begriffenen Zellen. Ein intensiveres Wachsthum wird nur dadurch vorgetäuscht, dass die Elemente in den Lippen, welche an den Umbiegungsstellen

des eingewucherten Epithels liegen, stellenweise dicht gedrängt aneinander lagern, so dass ihre sternförmige Gestalt völlig unkenntlich wird; daher beherbergen diese kompakten Zellenmassen absolut eine grössere Anzahl von Kinesen.

Woher rührt nun diese Anhäufung in den vorgeschobenen Bindegewebslippen? Ich glaube, dass schon in dem Beiwort „gedrängt" die Erklärung liegt: Die Mesodermzellen sind nämlich durch das sich einsenkende Riechorgan von den Seiten zusammengedrängt worden. Man darf sich allerdings einen derartigen Wachsthumsprozess nicht zu einfach vorstellen; zu berücksichtigen ist dabei die allgemeine Grössenzunahme des Embryo, das Weiterwerden des Neuralrohrs etc. Ich stelle mir den Vorgang so vor, dass die in normalen Zwischenzeiten sich theilenden Bindegewebszellen infolge des starken Wachsthums der Geruchsgrube an jenen Stellen, an denen das Epithel vorwächst, nicht genügend Platz fanden, um sich auszubreiten wie in den übrigen Orten; deshalb drängten sie sich näher aneinander. Es scheint übrigens, dass diese Anhäufung den Nutzen habe, dass in einer derartigen von dem übrigen Mesoderm ziemlich isolierten Rinne genügend Material von Zwischengewebszellen aufgespeichert werde, welches beim Grösserwerden des Embryo auch die sich ausweitende Lippe ausfüllen könnte, ohne besonders häufige Theilungen durchmachen zu müssen, und ohne sich von entfernter liegendem Gewebe einen nur durch gewaltige Verschiebungen zu erhaltenden Zuschuss holen zu müssen. In der That sieht man beim Vergleich von Fig. 3 mit Fig. 4, wie die dichte Zellansammlung, die in der lateralen Lippe des Embryo II sich findet, im Stadium IV bereits aufgelockert ist.

Dass es sich hier wirklich um einen passiven Vorgang — sit venia verbo — handelt, dass die gehäuften Zwischengewebsmassen nicht etwa eine ausstülpende Wirkung auf die sie bedeckenden Epithelien ausüben, geht — neben der erwähnten Thatsache, dass ein intensiverer Zellvermehrungsprozess sich an diesen Stellen nicht nachweisen lässt — aus der folgenden Betrachtung hervor.

Würde eine ins Mesoderm hereinragende Epithelmasse von dem Bindegewebe überwachsen und so zur Grube vertieft, so müssten sich rings um die Einstülpung, — auf dem Schnitt also zu beiden Seiten von derselben —, in gleicher Weise starke An-

häufungen von Zwischengewebszellen finden. Nun ergiebt aber die Betrachtung eines Querschnitts durch das Geruchsorgan der Eidechse (cf. Fig. 3), dass allein der Theil des Bindegewebes, welcher durch das schief einwachsende Organ zusammengepresst wird, derartige gedrängte Zellmassen aufweist, wogegen an der mehr offenen Seite, die einem Druck weit weniger ausgesetzt ist, die Elemente nicht gehäufter liegen, als an anderen Stellen um die Einsenkung. Auch diese Erscheinung kehrt am Jacobsonschen Organ wieder: An der einfachen Riechgrube (Stad. II) besitzt die ventrale resp. mediale Lippe gewöhnlich angeordnetes Bindegewebe, — hier zeigt die dorsale resp. laterale Rinne zusammengedrücktes Mesoderm —; in späteren Stadien (Stad. IV, Fig. 4) drängt das in eben dieses Zwischengewebe schräg nach ventral vorwuchernde Nebenorgan die Zellen zusammen, so dass eine dichte Mesodermmasse, in der Kern an Kern gelagert ist, zwischen das Jacobsonsche Organ und das Ektoderm eingeschaltet ist. Die mehr offene, dorsale Rinne zwischen Nebennase und Hauptorgan ist nicht zusammengedrückt worden, und auch in der lateralen Lippe der Riechgrube, welcher der schwächer vorwachsende Riechsack (siehe Tabelle IV) grössere Ausdehnung gestattet, beginnen die Bindegewebszellen sich auszubreiten.

Kurz, nur an den Stellen, die durch sich einsenkendes Epithel einem Druck ausgesetzt sind, finden sich dichtgedrängte Mesodermanhäufungen. Es ist dies ein deutlicher Beweis dafür, dass dieses Gewebe nicht aktiv an der Bildung der Einstülpungen Theil nimmt, dass diese allein dem Ektoderm ihre Entstehung verdanken. Wie erwähnt, betheiligt sich das Mesoderm später durch Bildung eines komplizirten Gerüstes an dem Ausbau des Riechorgans; einen direkten Einfluss auf die Gestaltung des Epithelsackes selbst möchte ich ihm auch dann nicht zusprechen. Natürlich werden grobe Entwicklungsstörungen der Knorpelkapsel ihre Rückwirkung auf das Sinnesorgan selbst nicht verfehlen, aber normal gehen Wachsthum des epithelialen und des mesodermalen Theiles der Nase unabhängig neben einander her. Die Selbständigkeit des Mesoderms gerade an der Nase haben Borns Verwachsungsversuche (897) schlagend bewiesen.

B. Betheiligung des Ectoderms.

a) Betheiligung der Umgebung des Riechorgans.

Das Ektoderm selbst bildet also das rein ektodermale Riechgrübchen. Und zwar entsteht das letztere allein auf Kosten der primitiven Riechplatte, der am frühesten differenzirten Anlage des Sinnesorgans. Wollte man die Bildung der Grube mit Minot durch Wachsthum der das Geruchsfeld umgebenden, aus undifferenzirtem Epithel bestehenden Ektodermpartien erklären, so müsste man annehmen, dass die ursprüngliche Riechplatte nur den Boden der Einsenkung bildet, die Wände der Grube aber von den in die Tiefe verlagerten Randpartien geliefert würden. Da diese Wandungen bei Lacerta agilis in gleicher Weise wie die Tiefe mit Sinnesepithel ausgekleidet sind, — die eine Seite lässt sogar ein Nebenorgan auswachsen —, so stände man vor der Schwierigkeit, eine stete Umwandlung des indifferenten Epithels, wie es sich an den Rändern findet, zu Sinneszellen annehmen zu müssen. Bei der völligen Gleichartigkeit des Epithelbelages an Boden und Wand wäre auch gar nicht einzusehen, weshalb sich eigentlich ein Theil des späteren Organs schon in so früher Zeit herausdifferenzirte, da der grösste Abschnitt desselben doch erst später histologisch ausgebildet wird.

Diese Schwierigkeit wird völlig vermieden, wenn wir einen stetigen Wachsthumsprozess innerhalb des primitiven Riechfeldes annehmen. Dann entwickelt sich eben allein der Theil, der sich frühe als mehrschichtige Platte vom übrigen Ektoderm differenzirt, zum vollständigen Geruchsorgan: er lässt erst eine seichte Einsenkung, dann eine tiefe Grube mit ausgedehnten Wandungen entstehen, aus ihm entwickelt sich auch das Jacobsonsche Organ. Die ursprünglichen Randpartien bleiben Rand, keine Umwandlung von Zellen ist nöthig.

Mir erscheint auch die Annahme viel einfacher und natürlicher, dass ein Organ von bestimmtem histologischen Charakter und physiologischer Aufgabe sich aus einer bestimmten Zellgruppe herausbildet, die sich schon zeitig von ihrer Umgebung kenntlich macht, als dass es durch stetes Nachrücken noch indifferenter Elemente mit darauffolgender Umdifferenzirung wachsen sollte. Diesen einfachsten Weg hat auch, wie die Betrachtung der Vertheilung der Kinesen ergab, die Natur bei der Bildung des Riechgrübchens der Eidechse eingeschlagen.

Eine solche Art des Wachsthums scheint sich bei einer ganzen Anzahl anderer Organe herauszustellen, die man sich ebenfalls bisher durch Einfaltung in früher erklärtem Sinne entstanden gedacht hat. Wenigstens habe ich dieselbe Mitosenvertheilung, wie sie am Geruchsorgan ausführlich beschrieben wurde, auch an der Linseneinstülpung und dem Gehörgrübchen, selbst an den Neuromeren der medulla oblongata der Eidechse wahrgenommen. Interessant wäre es übrigens, den Vorgang, der sich beim Abschluss sich abschnürender Organe abspielt, in ähnlicher Weise zu verfolgen. Die Bilder, die mir Embryonen von Lacerta für diese Prozesse gaben, weisen darauf hin, dass eine stärkere Zellvermehrung die Randpartien wachsen und sich einander nähern lässt. Dann hätten wir abwechselnd erst bei der Einstülpung Mitosenreichthum in der Mitte, der Tiefe der Anlage, bei dem Schluss dagegen die Karyokinesen vornehmlich an den Rändern.

Im übrigen will ich mich vor einer Verallgemeinerung der hier bei der Eidechse gemachten Befunde für noch nicht genau untersuchte Organe anderer Arten verwahren. Es ist möglich, dass bei diesen andere Prozesse bei der Bildung von sich einsenkenden Organen in Wirksamkeit treten.

So ist es nicht unwahrscheinlich, das Goette (875) recht hat, wenn er das in die Tiefe rücken der Geruchsplatte bei der Unke auf die Bildung einer Falte der Kopfhaut am hinteren Ende jener Anlage zurückführt, also keinen aktiven Wachsthumsvorgang des Riechorgans annimmt. Die Abbildungen, die er von der Entstehung der Riechgrube bei Bombinator giebt, lassen allerdings die Art und Weise des Wachsthums nicht erkennen; dies würde nur unter Berücksichtigung der Mitosenvertheilung möglich sein. Aber selbst die Annahme einer einseitigen Faltenbildung kann bei der Unke gerechtfertigt werden: bei den Anuren trägt ja nicht die ganze Grube vielschichtiges Sinnesepithel, sondern allein die mediale Wand, während die laterale Fläche unverändertes Ektoderm zeigt. Diese temporale Seite würde sich im Falle einer Einfaltung von der umgeschlagenen Oberhaut rekrutiren, welche also keine Umdifferenzirung zum Riechepithel zu erleiden braucht; es ist dies ja ein Prozess, ohne dessen schwer zu machende Annahme wir bei der Bildung der Riechgrube der Eidechse nicht auskommen, wollten wir diese durch Faltung erklären.

Auch Raubers schon eingangs erwähnter Befund an der Riechschleimhaut von Froschlarven von 4—5 mm Länge stimmt mit obiger Annahme gut überein: die Mitosen fand Rauber hier im Epithel regellos vertheilt ohne eine besondere Prädilektionsstelle. Nun wird aber die Sinnesplatte nach Goette passiv in die Tiefe verlagert: sie braucht also nicht selbstthätig vorzuwachsen und kann infolgedessen keine lokale Mitosenanhäufung zeigen. Sie vergrössert sich nur im ganzen entsprechend dem Wachsthum der Larve.

b) Betheiligung des Gehirns an der Bildung der Riechgrube.

Noch einen weiteren Faktor, der bei der Entwicklung des Geruchsorgans eine Rolle spielen soll, giebt Minot in seiner Entwicklungsgeschichte an. Er betont, dass „wie bei der Hypophyse eine wesentliche Bedingung der Bildung der Riechgrube die Verbindung des Ektoderms mit der Hirnwand sei".

Es scheint mir indes, dass diesem Verhalten kein allzu grosser Werth beigemessen werden darf. Denn für die Mechanik der Einstülpung ist es völlig gleichgültig, ob sie mit dem Neuralrohr in Berührung steht oder nicht. Sehen wir doch an der Riechgrube im Jacobsonschen Organ eine Ausbuchtung sich entwickeln, die bei ihrer Entstehung mit dem Centralnervensystem in keinerlei Weise in Verbindung steht [1]), wie auch die seitlichen Hypophysenanlagen sich völlig unabhängig vom Gehirne ausbilden. Das Jacobsonsche Organ wächst, wie oben nachgewiesen wurde, durch Vergrösserung seines tiefsten Abschnittes in genau der gleichen Weise, wie die Haupteinstülpung, und dieselben Bedingungen, welche das Nebenorgan entstehen lassen, werden wohl auch für die Bildung der eigentlichen Riechgrube anzunehmen sein. Würde ein derartig tiefer Sack nicht nöthig sein, so würde sich eben einfach der kurze Olfactorius schon frühe weit aus-

1) Bei Embryo III (mit Alauncochenille durchgefärbt) suchte ich vergeblich nach einem Nerven, der das Jacobson'sche Organ mit dem Gehirn in Verbindung setzte. Erst das folgende Stadium zeigt ein Nervenästchen, das an der Medialwand des Hauptgeruchsorgans herablaufend sich in den dorsalen Winkel der Nebennase einsenkte. Es verbindet demnach nicht die tiefste Stelle dieser Nebeneinstülpung mit dem Gehirn und ist für die Bildung der Jacobson'schen Organs mechanisch belanglos.

ziehen, wie ja auch die Opticusausstülpung dem Linsenbläschen entgegenwächst.

Das Geruchsorgan wächst also ohne vom Gehirn beinflusst zu werden, und dass es sich so nahe an das Centralorgan anlagert, dass es durch den kurzen Olfactorius mit ihm eng verbunden ist, das sind Verhältnisse, die sich zugleich mit der Entwicklung der Riechgrube gebildet haben, die also als koordinirte Erscheinungen, nicht als Ursachen der Einstülpung aufzufassen sind. Ich bin davon überzeugt, dass die Einwucherung, — vorausgesetzt, dass sie schnell genug vor sich geht — nicht gestört würde, wenn man die seitlichen Epidermispartien von ihr zu trennen vermöchte; selbst das Entfernen des Gehirns, das Schaper (898) an Froschlarven gelang, — eine Operation, welche nach seinen interessanten Ausführungen die Entwicklung des Auges keineswegs hemmte —, würde meines Erachtens die Bildung der Riechgrube nicht aufhalten. Um es noch einmal zusammenzufassen: ich glaube, dass an der Entwicklung der Riechgrube weder die seitlichen Ektodermpartien noch auch das Gehirn einen wesentlichen Einfluss ausüben; das Wachsthum geschieht allein durch die Zellen, aus welchen das Organ selbst besteht.

So bin ich auf dem Wege der Beobachtung normaler Wachsthumsvorgänge zu denselben Anschauungen gedrängt worden, zu denen Roux (885) das Experiment führte. Dieser Forscher wandte sich mit Recht gegen His' Faltungstheorie, da er einen Selbstschluss des Medullarkanals und des Darmrohrs bei zerschnittenen Hühnerembryonen, also bei aufgehobenen Spannungsverhältnissen und damit bei Unmöglichkeit einer Faltung, direkt zu beobachten vermochte. Auf welche Weise dieser Prozess vor sich ging, ob durch Zellvermehrung, durch Zellumgestaltung oder durch Zellverschiebung, diese Frage sollten seine Untersuchungen nicht beantworten. Beim Einstülpen der Riechgrube der Eidechse ist nun durch die Tabellen die Zellvermehrung an den besonders intensiv wachsenden Stellen nachgewiesen, und in ihr der Bildungsmodus — wenn auch vielleicht nicht der einzige, so doch jetzt noch der allein nachweisbare — für ein sich einstülpendes Organ gefunden worden.

2. Erklärung der Vertheilung der Mitosen in epithelialen Hohlräumen.

Eine Erklärung für die auffallende Vertheilung der Mitosen an der Lumenseite epithelialer Organe, im Centralkanal und Riechgrübchen, hat Rauber in dem bereits erwähnten Aufsatz auch gegeben, und unser Befund bei Lacerta drängt zu einer Prüfung seiner Hypothese.

Rauber glaubt der „ventrikulären Prädilektionszone" der Mitosen im Nervenrohr eine anziehende Wirkung auf die Versorgung der ganzen Medullarwand mit Blutgefässen zusprechen zu können. „Die Blutgefässe erhalten durch die reichlich nach den zentralen Theilen gehende Saftströmung" (verursacht durch die reichliches Nährmaterial verlangenden Zelltheilungen an der dem Mesoderm abgewandten Seite) „eine unmittelbare Veranlassung, dieselben Bahnen zu wandern und dadurch bis zu den tiefsten Lagen der Medullarwand oder wenigstens bis in die Nähe des Centralkanals vorzudringen". Im Gegensatz hierzu sind, wie der Autor weiterhin ausführt, die Mitosen in der Epidermis des Frosches in der Nähe des nahrungsführenden Mesoderms und der Gefässe gelegen: — das Hornblatt und seine Gebilde werden infolgedessen nicht vaskularisirt.

Nun zeigt aber der Eidechsenembryo auch im Riechorgan die Mitosen lumenwärts angesammelt, und doch ist das Epithel nicht mit Gefässen durchzogen. Raubers Erklärungsversuch, der eigentlich auch nur den Verlauf der Blutgefässe, nicht die Lage der Kerntheilungsfiguren erklärt, findet an diesem Befund keine Stütze, und die auffallende Erscheinung muss auf eine andere Ursache zurückgeführt werden.

Eine zweite Hypothese stellte Merk (887) auf. Er fand die ventrikuläre Stellung der Mitosen hauptsächlich in den Theilen des Centralnervensystems, deren Elemente später eine schichtenweise Anordnung zeigen, und glaubte daher, die „flächenhafte Lokalisirung der Kerntheilungsfiguren dürfte in dem durch sie begünstigten Aufbau in Schichten ihren Erklärungsgrund haben". Auch hieraus ergiebt sich keineswegs die Nothwendigkeit der ventrikulären Lage der Kinesen, ganz abgesehen davon, dass auch andere Organe, deren Zellen nicht in Schichten lagern, — wie Riechgrube, Linse u. a. m. —, bei ihrer Bildung die gleiche Vertheilung der Mitosen aufweisen.

Schaper (897) endlich hat kürzlich die sich bei Amnioten findenden Verhältnisse der Kinesenanordnung auf eine andere Weise zu erklären versucht. Ich stimme seinen Ausführungen um so mehr bei, als ich genau dieselben Betrachtungen angestellt hatte und zu denselben beiden Resultaten gelangt war, noch bevor ich Schapers Arbeit eingesehen hatte. Ich führe dies nur an, weil die Erklärungsversuche dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnen.

Schapers Worte sind: Ich habe „die Anschauung gewonnen, dass mechanische Momente und die Regulirung des Stoffwechsels im embryonalen Keim hierbei von hervorragender Bedeutung sind. Es scheint mir auf der einen Seite höchst wahrscheinlich, dass der der zentralen Höhlung nächst gelegene Abschnitt epithelialer Hohlorgane der Aktivität und Bewegung proliferirender Zellen den geringsten mechanischen Widerstand entgegensetzt, und dass auf der anderen Seite dieser Bezirk den intensivsten Stoffwechsel ermöglicht, der für lebhafte Proliferationsprozesse die Existenzbedingung ist. Zu einer Zeit, wo im embryonalen Körper von einer allgemeinen Vaskularisation noch keine Rede ist, dienen meines Erachtens nach die vorhandenen epithelialen Hohlräume und Röhren als Reservoire und Leitungsbahnen einer eiweisshaltigen Ernährungsflüssigkeit, die von hier aus durch Imbibition oder Diffusion in die benachbarten Gewebe gelangt. Ist dies der Fall, so sind natürlicherweise die diesen Hohlräumen zunächst gelegenen Theile der umgebenden Wandung der unmittelbarsten und besten Ernährung fähig und somit der günstigste Platz für lebhafte vitale Prozesse“.

Diese Anschauung erklärt die Mitosenansammlung im Centralorgan wie im offenen Riechgrübchen, da der Embryo im Eie in einer Nährflüssigkeit schwimmt. Uebrigens findet, wie ich hier anhangsweise hinzufügen will, das Dickenwachsthum des Riechepithels der Eidechse nicht ausschliesslich durch Zellvermehrung an der freien Fläche statt. Neben diesen „ventrikulären“ Mitosen sind auch im Innern der Epithelschicht liegende, „ultraventrikuläre“ (nach Rauber), zu beobachten. Doch ist ihr Vorkommen verhältnissmässig so selten, dass sie nur in ganz geringem Grade zur Verdickung der Zellschicht beitragen können. Ich fand im Riechgrübchen von Stad. II nur 1 solche Kinese, und auch der Embryo Nr. IV — in späteren Entwicklungsstufen häufen sich, wie bekannt, ultraventrikuläre Mitosen — zeigte

nur 34 derartig liegende Zelltheilungen gegen 726 auf der freien Fläche.

Wie ist nun der abweichende Befund im Riechorgan von Rana mit Schapers Annahme vereinbar?

Bei solchen Larven, welche frei im Wasser schwimmen, wird die dem Lumen zu gelegene Zone nicht überall die beschriebenen günstigen Theilungsbedingungen aufweisen. Das Nervenrohr ist allerdings bei den untersuchten Larven nach aussen zu abgeschlossen, innen mit der nährenden Körperflüssigkeit gefüllt — daher stimmen die Befunde der Kinesenvertheilung hier beim Frosch und der Eidechse überein. Dagegen ist die Oberfläche des Thieres, die äussere Haut und ihre offenen Einstülpungen, nicht mehr mit der Nährflüssigkeit in Berührung, sondern mit Wasser, einem dem Körper fremden Fluidum, gegen dessen Eindringen in die Gewebe ein gewisser Schutz geschaffen werden muss. Auch die Flüssigkeit, welche sich zwischen dem Anurenembryo und der Gallerthülle befindet, kann nicht als „nährend" bezeichnet werden. Die äusserste Zellschicht ist übrigens bei diesen zeitig zu Flimmerepithel umgewandelt worden und hat demnach ihre ganz bestimmte Funktion. An dieser des Schutzes bedürftigen oder mit einer spezialisirten Funktion betrauten Oberfläche können sich die feinen Vorgänge der Karyokinese nicht abspielen; es darf uns also nicht Wunder nehmen, wenn sich die Mitosen beim Frosch im Innern des vielschichtigen Sinnesepithels, sogar dem Nährflüssigkeit zuführenden Mesoderm benachbart vorfinden.

Kurz, der von Rauber beschriebenen Vertheilung der Mitosen in der Epidermis und ihren Abkömmlingen des Frosches ist keine allgemeine auch für andere Thierklassen gültige Bedeutung zuzusprechen; es ist eine durch das Wasserleben der Amphibienlarven bedingte Erscheinung.

Es wäre interessant, auch andere epitheliale Einstülpungen wie die Medullarrinne, die Linsenanlage, die Gehörgrube bei frei im Wasser lebenden und bei im Ei sich entwickelnden Embryonen vergleichend zu untersuchen. Die letzteren Formen zeigen, wie Schaper selbst hervorhebt, das allgemein gültige Verhalten der ventrikulären Mitosenstellung, und Rabls (898, 899, 900) Abbildungen der Linsenentwicklung bei Lacerta, der Ente und bei Säugern beweisen dies aufs deutlichste. Bei den Amphibien

finden wir insofern veränderte Verhältnisse, als die Bildung der Linse und der Gehörgrube nur von der inneren Ektodermschicht ausgeht; die äussere nimmt an dem Wucherungsprozess keinen Antheil. Wie ich bei Froschlarven feststellen konnte, war in der mehrschichtigen Anlage dieser Organe die der Aussenseite zunächst befindliche Zellschicht keineswegs durch die Kerntheilungsfiguren bevorzugt; die Mitosen fanden sich regellos zerstreut — wie es Rauber im Riechgrübchen gesehen hat.

Eine Ausnahmestellung nehmen von den Amphibien wieder die Arten mit Brutpflege ein, deren Körper sich nicht in dem Wasser frei entwickelt, sondern in einem — wahrscheinlich nährenden — Schleim eingebettet ist. Wie von den Sarasin (890) nachgewiesen ist, gehört Ichthyophis glutinosus hierher. Leider war die jüngste Larve, die ich von dieser Art besitze, bereits zu weit entwickelt, um über diese Frage Aufschluss zu geben. Immerhin fiel mir die Häufigkeit der Zelltheilungen an der Lumenseite des bereits stattlichen Riechsackes auf. Es hat den Anschein, als ob die so ausserordentlich günstige Stellung der Mitosen, wie sie bei den Amnioten Regel ist, auch bei den Gymnophionen sich fände und nur da aufgegeben werde, wo Berührung mit einem differenten Medium Kerntheilung besonders erschwerte.

Dass dagegen der Selachier Pristiurus melanostomus, nach Rabls Abbildungen zu schliessen, trotz seiner Entwicklung im Eie die Mitosen regellos in der Linsenanlage vertheilt zeigt, sogar mehr nach der Mitte des Zellhaufens zu, ist wohl kein Beweis gegen unsere Annahme. Denn hier wächst die Linse als kompakter Zellknoten ins Innere, der erst später erscheinende Spaltraum entsteht nicht durch Einstülpung, sondern durch Dehiscenz der Zellen. Erst nach Bildung dieser Höhle finden sich die Karyokinesen „ventrikulär" angeordnet; der Rest der Einstülpung, eine kleine trichterförmige Grube, bietet nicht genügend Raum für die Mitosen des wuchernden Organs, und so wurden auch andere Zellen mit der Aufgabe der Vermehrung betraut. Gleiches Verhalten der Kerntheilungsfiguren hat übrigens schon Schaper für das Medullarrohr der Teleostier angegeben, dessen Zentralkanal ebenfalls erst durch Spaltbildung in der soliden Anlage entsteht.

So sind alle Thatsachen, die mit Schapers Hypothese in Widerspruch zu stehen scheinen, ohne Schwierigkeit erklärbar.

Ich glaube also mit Schaper, dass es neben mechanischen Einflüssen günstige Ernährungsbedingungen sind, welche die Zellen an der Lumenseite epithelialer Organe zu intensiver Vermehrung befähigen und die zuerst von Altmann beschriebene Anhäufung der Mitosen daselbst verursachen. Ob die Ernährung allein im Stande ist, die Zelltheilung hervorzurufen, oder ob besondere Stoffe als Reize wirksam sein müssen, das entzieht sich vorerst noch unserer Kenntniss.

Breslau, den 20. Januar 1900.

Charakterisirung der beschriebenen Embryonen.

Embryo I (22. VI. 99. A. 2). Grösste Länge 3,7 mm. Wenig gekrümmt, daher Herzwölbung nicht dem Kopf anliegend. 2 Kiemenfurchen sichtbar.

26 Urwirbel. Canalis neurentericus offen, vorderer Neuroporus geschlossen. Ohrblase mit feinem Kanal sich öffnend. Riechgrube seicht. Sekundäre Augenblase. Linsenbläschen geschlossen, dem Ektoderm anliegend, grösstentheils abgeschnürt. Vereinzelte Mesodermzellen zwischen Linse und Retina. — Kiemenspalte I offen, II im Durchreissen, III geschlossen. Thyreoidea noch offene Einstülpung. Rachenmembran durchgerissen. Allantois mit Darm in weiter Verbindung. Aortenbogen 1 u. 2 stark entwickelt, 3 in Bildung begriffen. Primitive Aorten bis 26. Urwirbel vereinigt. Kopfhöhlen weit, ohne Verbindung mit einander.

Embryo II (24. VI. 99. 2). Grösste Länge 3,5 mm; stark gekrümmt. Extremitäten deutlich abgesetzt; 2—3 Kiemenfurchen sichtbar.

35 Urwirbel. Canalis neurentericus offen. Ohrblase völlig geschlossen, durch Mesoderm vom Ektoderm abgedrängt. Riechgrube vertiefte Rinne, ohne Jacobson'sches Organ. Linse völlig abgeschnürt, hintere Wand doppelt so dick, wie vordere. Wenige Mesodermzellen zwischen Linse und Retina. In letzterer kein Pigment. Kiemenspalte I und theilweise II durchbrochen, III und IV geschlossen. Thyreoidea durch engen Kanal mit Darm in Verbindung. Hypophyse ohne seitliche Lappen. Aortenbogen 1—3 gebildet, 4 im Entstehen. Kopfhöhlen ohne Verbindung mit einander, Wand theilweise verdickt.

Embryo III (22. VI. 99. 2). Grösste Länge 2 mm, aber sehr stark gekrümmt. Extremitäten: Gliederung kaum angedeutet, scharfe Epithelfalte am freien Rand. 5 Kiemenfurchen.

53 Urwirbel. Canalis neurentericus geschlossen. Gehörblase mit duct. endolymph. Geruchsorgan blindsackartig, Jacobson'sches Organ angelegt. Linse durch wenige Mesodermzellen vom Ektoderm abgedrängt, Höhlung ausgefüllt. Pigment im Pigmentepithel vorhanden. Lumen des Opticus sehr eng. Thränenrinne angedeutet. Kiemenspalte 1—3 offen, 4 im Durchreissen, 5 mit Ektoderm in Berührung, Thyreoidea abgeschnürt, mit spaltförmigem Lumen. Hypophyse: seitliche Anlagen gebildet. Aortenbogen 1—6 vorhanden, 1 u. 2 sehr schwach.

Embryo IV (4. (12.) VII. 99. B. 1). 8 Tage nach der Eiablage. Grösste Länge 4 mm, sehr stark gekrümmt, Extremitäten gegliedert; Epithelfalte auf ihnen scharf ausgebildet.

63 Urwirbel. Gehörorgan: Bogengänge und duct. cochl. angedeutet. Geruchsorgan mit weit spitzenwärts einragendem Blindsack — tiefer gewordenem Jacobson'schen Organ. Kiemenspalten I—IV offen, V geschlossen. Aortenbogen 3, 4, 6 stark entwickelt, 5 in Rückbildung; 3 und 4 noch dorsal verbunden. Hypophyse nicht abgeschnürt, noch durch Kanal mit Darmrohr in Verbindung. Chorda dorsalis nicht eingeschnürt; Wirbelbogen und Extremitätenskelet durch dichtes Gewebe angedeutet, aber keine Knorpelzellen. Geschlechtsdrüsenanlage mit Ureiern.

Literatur-Verzeichniss.

Altmann, Ueber embryonales Wachsthum. Leipzig 1881 (citirt nach Rauber).

Born G., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere I. Morph. Jahrb. V. 1879.

Derselbe, Ueber Wachsthumsversuche mit Amphibienlarven. Arch. f. Entwicklungsmechanik IV. 1897.

Goette A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

His, W., Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.

Derselbe, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.

Derselbe, Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1885.

Derselbe, Ueber mechanische Grundvorgänge thierischer Formenbildung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1894.

Hoffmann, C. K., Reptilien III. in Bronn, Klassen und Ordnungen d. Thierreichs. Leipzig und Heidelberg 1890.

Keibel, F., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. Morph. Arbeiten. 1893.
Merk, Die Mitosen im Centralnervensystem. Wiener Denkschriften LIII. 1887.
Minot, C. S., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Uebersetzt von Kaestner. Leipzig. 1894.
Mollier, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. II. Anatom. Hefte. 1895.
Rabl, C., Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse. I., II., III. Zeitschr. f. wiss. Zool. LXIII, LXV, LXVII. 1898—1900.
Rauber, A., Die Kerntheilungsfiguren im Medullarrohr der Wirbelthiere I. Arch. f. mikr. Anat. XXVI. 1886.
Roux, W., Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo I. Zeitschrift f. Biologie XXI. Heft III. 1885.
Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissensch. Forschungen auf Ceylon. Wiesbaden 1890.
Schaper, A., Die frühesten Differenzirungsvorgänge im Centralnervensystem. Arch. f. Entwicklungsmechanik V. 1897.
Derselbe, Experimentelle Studien an Amphibienlarven. Ibid. VI, 1898.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIII.

Fig. 1 u. 2 zeigen das Modell des rechten (durch Umkehrung des Bildes beim Zeichnen scheinbar des linken) Riechsackes des Embryo III; etwa 130fache Vergrösserung.

Fig. 1. Ansicht von der Ventralseite. Man sieht den langgestreckten Eingang in die Riechgrube, die nach dem Nacken zu (im Bild unten) seicht ausläuft, apikal sich in einem Blindsack auszieht, der über das dort abgeschnittene Epithel des Kopfes hervorragt. — Die laterale Lippe biegt scharf um, allmählicher die mediale. In der medialen Wand bemerkt man die Rinne des Jacobson'schen Organs mit ihrer nackenwärts gerichteten Vertiefung.

Fig. 2. Ansicht von innen (dorsal). Das Bild zeigt den dorsal und lateral sehenden First des Riechsackes, und an der medialen Seite die Anlage der Nebennase.

Fig. 3 und 4 stellen Querschnitte durch das Riechorgan, in 100facher Vergrösserung dar. Da die Mitosen oft in verschiedenen Ebenen übereinander liegen, konnten nicht alle in das Bild eingetragen werden.

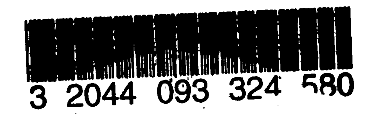
Fig. 3. Embryo II, Schnitt 12. Demonstrirt die einfache Form der Riechgrube und die dichte Mesodermanhäufung in der dorsalen Lippe.

Fig. 4. Embryo IV, Schnitt 21. Riechsack mit Jacobson'schem Organ. Mesoderm in der lateralen Lippe aufgelockert, eng zusammengedrängt zwischen Epithel und Jacobson'schem Organ.

Bezeichnungen:

a = dorsale (laterale) Lippe
b = ventrale (mediale) Lippe
G = Gehirn
J.O. = Jacobson'sches Organ
R = Retina
T = Tiefe der Haupt-Riechgrube.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.



Date Due

